Monographiae Botanicae 110



Lykopodiofity Polski

Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales

Monographiae Botanicae 110

Lykopodiofity Polski

Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales

Redaktorzy tomu / Editors of the Volume

Ewa Szczęśniak
Edyta M. Gola
Elżbieta Zenkteler



Polskie Towarzystwo Botaniczne / Polish Botanical Society
Wrocław 2023

REDAKTORZY TOMU / EDITORS OF THE VOLUME

Ewa Szczęśniak
Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Botaniki,
ul. Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław
e-mail: ewa.szczesniak@uwr.edu.pl
ORCID: 0000-0002-8162-7520

Edyta M. Gola
Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Biologii Rozwoju Roślin,
ul. Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław
e-mail: edyta.gola@uwr.edu.pl
ORCID: 0000-0002-4111-6785

Elżbieta Zenkteler
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, Wydział Biologii, Zakład Botaniki Ogólnej,
ul. Uniwersytetu Poznańskiego 6, 61-614 Poznań
e-mail: elzbieta.zenkteler@amu.edu.pl
ORCID: 0000-0002-8514-4825

FINANSOWANIE / FUNDING
Projekt dofinansowany ze środków budżetu państwa, przyznanych przez Ministra Edukacji i Nauki w ramach Programu „Doskonała Nauka II – Wsparcie monografii naukowych". Umowa nr MONOG/SN/0207/2023/01


Ministerstwo
Edukacji i Nauki

KONFLIKT INTERESÓW / COMPETING INTERESTS
Nie zadeklarowano konfliktu interesów / No competing interests have been declared.

Na okładce / On the cover
Huperzia selago (L.) BERNH. EX MART. – wroniec widlasty, Karkonosze, 07.07.2009, fot. Ewa Szczęśniak

ISSN: 2392-2923
ISBN: 978-83-963503-9-8
DOI: 10.5586/978-83-963503-9-8

CYTOWANIE / CITATION
Szczęśniak, E., Gola, E.M., & Zenkteler, E. (red.) (2023). Lykopodiofity Polski – Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales. Monographiae Botanicae 110, Polish Botanical Society.

https://doi.org/10.5586/978-83-963503-9-8

WYDAWCA / PUBLISHER
Polskie Towarzystwo Botaniczne / Polish Botanical Society, Al. Ujazdowskie 4, 00-478 Warszawa / Poland
pbsociety.org.pl

SEKRETARIAT REDAKCJI / EDITORIAL OFFICE
Uniwersytet Wrocławski / University of Wrocław, Ogród Botaniczny / Botanical Garden
H. Sienkiewicza 23, 50-335 Wrocław / Poland
tel.: +48 713225957, email: mb@pbsociety.org.pl

REALIZACJA / REALIZATION
Wydawnictwo Naukowe Kontekst / Publishing House Kontekst – Scientific Publisher
ul. Plauta 17, 60-461 Poznań / Poland
www.wkn.com.pl • kontekst2@o2.pl

STRESZCZENIE / ABSTRACT

Lykopodiofity (Lycopodiopsida) to najstarsza współcześnie istniejąca linia roślin waskularnych. Stanowi relikt filogenetyczny, umożliwiający analizę ewolucji procesów zachodzących u roślin lądowych. Monografia *Lykopodiofity Polski* przedstawia aktualny stan badań nad tą grupą roślin i stanowi obszerne kompendium wiedzy na ich temat. Wprowadza nowoczesne ujęcie systematyki Lycopodiopsida (do tej pory nieaktualizowanej w opracowaniach polskich) oraz aktualne dane o ich biologii i biochemii. Szczegółowe opracowania obejmują zaktualizowaną listę notowanych w Polsce taksonów rodzimych, w tym 8 gatunków, 2 podgatunki i 3 mieszańce widłaków jednakozarodnikowych (Lycopodiales), 2 gatunki widliczek (Selaginellales) i 2 gatunki poryblinów (Isoëtales), a także 2 gatunki obcych widliczek notowanych w Polsce oraz 2 gatunki ulegające naturalizacji w krajach ościennych, których wystąpienie w Polsce jest prawdopodobne. Monografia zawiera oryginalne klucze umożliwiające identyfikację lykopodiofitów, szczegółowe opisy morfologiczne, dane dotyczące biologii, uwarunkowań siedliskowych, ekologii oraz fitocenoz, w których występują, analizę rozmieszczenia na świecie i w Polsce, informacje dotyczące metabolitów wtórnych, które są obecnie obiektem intensywnych badań, a także zastosowań lykopodiofitów w tradycji ludowej oraz współczesnej medycynie. Ponadto w opracowaniu przedstawiono informacje o zagrożeniach gatunków i ich ochronie prawnej w Polsce.
Przedstawiona synteza wyników dotychczasowych badań może posłużyć geobotanikom i taksonomom roślin jako punkt odniesienia i inspiracja do dalszych analiz.

Lycopodiopsida is the oldest extant lineage of the vascular plants. It is a phylogenetic relic that enables the analysis of the evolution of processes occurring in land plants. The monograph presents the current state of research on lycophytes and is an extensive compendium of the knowledge about them. It introduces a modern approach to the systematics of Lycopodiopsida (not yet updated in Polish studies) and current data on their anatomy and biochemistry. Detailed studies include an updated list of native taxa recorded in Poland, which contain 8 species, 2 subspecies and 3 hybrids of common clubmosses (Lycopodiales), 2 species of spikemosses (Selaginellales) and 2 species of quillworts (Isoëtales), as well as 2 alien species of *Selaginella* reported in Poland and 2 naturalized in neighboring countries, which are likely to occur in Poland. The monograph contains original keys enabling the identification of lycophytes; detailed morphological descriptions; data on biology, habitat conditions, ecology, and phytocenoses in which they occur; the analysis of their distribution in the world and in Poland; information on secondary metabolites that are currently intensively investigated, as well as uses of lycophytes in folk tradition and modern medicine. Moreover, the study presents potential threats and the status of species legal protection in Poland.
The presented synthesis can be a valuable source for geobotanists and plant taxonomists as a reference point and inspiration for further analyses.

SŁOWA KLUCZOWE / KEY WORDS

Lykopodiofity Polski, widłaki, widliczki, porybliny, klucz do oznaczania, mapy rozmieszczenia, gatunki zagrożone, tradycyjne i współczesne zastosowania lykopodiofitów

Lycophytes of Poland, spikemosses, clubmosses, quillworts, key to identification, distribution maps, endangered species, traditional and modern uses of lycophytes

Lykopodiofity Polski

Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales

Pamięci Profesora Mariana Raciborskiego (1863–1917),
wszechstronnego przyrodnika,
polskiego pteridologa światowego formatu,
badacza flory zarodnikowej Jawy,
odkrywcy nowych dla nauki gatunków paproci,
naukowca zaangażowanego w ochronę polskiej przyrody,
profesora uniwersytetów we Lwowie i w Krakowie,
dyrektora Ogrodu Botanicznego Uniwersytetu Jagiellońskiego,
pomysłodawcy czwartkowych naukowych spotkań
botaników lwowskich i krakowskich, które zainicjowały
powstanie Polskiego Towarzystwa Botanicznego.

Spis treści

Przedmowa

Zarodnikowe rośliny waskularne, klasyfikowane niegdyś jako pteridofity (tzw. paprotniki), a obejmujące dwie oddalone od siebie linie ewolucyjne: lykopodiofity (Lycopodiophyta/Lycopodiopsida) i polypodiofity (Pteridophyta/Polypodiopsida), są we florze Polski grupą nieliczną i słabo poznaną. Przyczyną takiego stanu może być brak nowoczesnego opisu tej grupy w naszym kraju i kompletnego klucza do ich oznaczania. Pierwszy tom *Flory Polski*, zawierający zarodnikowe rośliny waskularne, ukazał się w 1919 r. (Raciborski, 1919). Kolejne, powojenne wydania klucza *Rośliny Polskie* ukazywały się w latach 1953–1988 pod redakcją Władysława Szafera, Stanisława Kulczyńskiego i Bogumiła Pawłowskiego i nawiązywały do obszaru II Rzeczypospolitej. Opracowania te są w dużej mierze nieaktualne ze względu na zmiany granic powojennej Polski, z drugiej zaś strony na inne podejście do systematyki i taksonomii tej grupy roślin, wynikające z wdrożenia nowoczesnych metod molekularnych. Wydawany przez Lucjana Rutkowskiego w latach 1998–2022 nowoczesny *Klucz do oznaczania roślin naczyniowych Polski niżowej* (Rutkowski, 1998–2022) został ograniczony do opisu gatunków występujących na niżu i obszarach podgórskich Polski. Jako taki nie uwzględnia całości flory zarodnikowych roślin waskularnych, dla których góry są istotnym obszarem występowania.

Współczesne metody badawcze umożliwiają poznawanie organizmów na poziomach szczegółowości do niedawna niedostępnych. Przełomowe badania z lat 90. XX w. zapoczątkowały erę biologii molekularnej i zmieniły naszą wiedzę o powiązaniach i ewolucji zarodnikowych roślin waskularnych, a konsekwencją tych zmian była weryfikacja zróżnicowania i rozmieszczenia taksonów. Brak nowoczesnego i pełnego opracowania tej grupy roślin występujących w Polsce był dotkliwie odczuwany przez polskich botaników. Ten stan, a także bardzo ważne dla botaników jubileusze: 100. lecie rozpoczęcia opracowania flory Polski po odzyskaniu niepodległości i 100. lecie wydania tomu poświęconego paprotnikom, przypadające w 2019 roku, oraz 100. lecie powstania Polskiego Towarzystwa Botanicznego, przypadające w 2022 roku, skłoniło członków Sekcji Pteridologicznej PTB do podjęcia prac nad nowym dziełem, obejmującym wszystkie występujące w Polsce zarodnikowe rośliny waskularne. Wciąż aktualne wydają się być słowa profesora Mariana Raciborskiego, które napisał we wstępie do pierwszego tomu *Flory Polskiej* (pisownia oryginalna):

> [...] *oddawna odczuwano u nas potrzebę opisowej „Flory Polskiej", obejmującej wszystkie ziemie polskie. Bez takiego dzieła trudno myśleć o prawidłowym rozwoju naszej florystyki* [...]

Oddajemy w Państwa ręce opracowanie lykopodiofitów występujących w Polsce. Niech służy pomocą pracownikom naukowym, studentom i pasjonatom polskiej flory. Natura i nauka cały czas podlegają zmianom, dlatego też dzieła tego nie uważamy za zakończone.

Ewa Szczęśniak
Edyta M. Gola
Elżbieta Zenkteler

Podziękowania

Podziękowania należą się bardzo wielu osobom, które wspierały nas w trakcie przygotowywania tej monografii.

Szczególne podziękowania kierujemy do profesora Benjamina Øllgaarda (Uniwersytet w Aarhus, Dania) za nieocenioną pomoc przy konsultacji problemu ujęcia rodzajów *Spinulum – Lycopodium* oraz do dr. hab. Jarosława Proćkowa, prof. UP (Uniwersytet Przyrodniczy, Wrocław) za pomoc w kwestiach formalnych, dotyczących nomenklatury i taksonomii.

Bardzo dziękujemy opiekunom i pracownikom zielników, z których korzystaliśmy, za nieustanną pomoc i życzliwość. Są to: dr Ewa Lenard i dr hab. Krzysztof Świerkosz, prof. UWr z herbarium Uniwersytetu Wrocławskiego (WRSL), prof. dr hab. Marcin Nobis, Małgorzata Wyrwała i Joanna Połcik z herbarium Uniwersytetu Jagiellońskiego (KRA), dr hab. Beata Paszko, dr Agnieszka Nikel i Beata Nęcka z herbarium Instytutu Botaniki im. W. Szafera, PAN (KRAM – V), dr Maja Graniszewska i mgr Hanna Leśniewska z herbarium Uniwersytetu Warszawskiego (WA), dr Izabela Gerold-Śmietańska i prof. dr hab. Adam Rostański z Pracowni Dokumentacji Botanicznej Uniwersytetu Śląskiego (KTU) oraz dr hab. Zbigniew Sobisz, prof. UP z herbarium Uniwersytetu Pomorskiego w Słupsku (SLTC).

Ogromnie dziękujemy prof. dr. hab. Adamowi Zającowi (Uniwersytet Jagielloński) za udostępnienie roboczych wersji map ATPOL rozmieszczenia lykopodiofitów w Polsce, co umożliwiło ich sprawną aktualizację.

Serdecznie dziękujemy licznym badaczom i wielbicielom rodzimej flory za udostępnienie niezwykle dla nas cennych nieopublikowanych danych. Są to (w porządku alfabetycznym): Zbigniew Celka (Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu), Anna Cwener (Ogród Botaniczny UMCS), Piotr Kobierski, Marek Malicki (Uniwersytet Wrocławski), Arkadiusz Nowak (PAN Ogród Botaniczny-Centrum Zachowania Różnorodności Biologicznej w Powsinie; Uniwersytet Warmińsko-Mazurski), Jerzy Parusel (Centrum Dziedzictwa Przyrody Górnego Śląska), Lidia Przewoźnik (Karkonoski PN), Stanisław Rosadziński (Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu), Michał Smoczyk, Bronisław Wojtuń (Uniwersytet Wrocławski), Dan Wołkowycki (Politechnika Białostocka), Anna Wójcicka-Rosińska i Dariusz Rosiński, Grzegorz Wójcik (Uniwersytet Medyczny im. Piastów Śląskich we Wrocławiu). Dziękujemy również osobom zarządzającym fitosocjologicznymi bazami danych, tj. Zygmuntowi Kąckiemu i Grzegorzowi Swacha (The Polish Vegetation Database) oraz Remigiuszowi Pielechowi (Forest Database of Southern Poland) za przygotowanie i udostępnienie danych.

Podziękowania kierujemy także do osób, które udostępniły niepublikowane zdjęcia fotograficzne: Françoise D. Alsaker (Uniwersytet w Bernie, Szwajcaria), Zygmunt Dajdok (Uniwersytet Wrocławski), Natalia Jędrzejczak (Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu), Marek Merdalski (Uniwersytet Gdański), Piotr Otręba, Wojciech Paul (Instytut Botaniki im. W. Szafera, PAN, Kraków), Adam Szulc (Nadbużański Park Krajobrazowy). Dziękujemy także kierownikowi Katedry Ekologii Roślin Uniwersytetu Gdańskiego, dr. hab. Krzysztofowi Banasiowi, prof. UG za udostępnienie zdjęć zarodników *Isoëtes* z zasobów jednostki.

Równie wielkie podziękowania jesteśmy winni pracownikom RDOŚ oraz parków narodowych. Dyskusje, które się wywiązały przy okazji zbierania materiałów do tego opracowania, były dla nas bardzo istotne i twórcze.

Dziękujemy również Recenzentom za cenne uwagi, które podniosły jakość tekstu.

I na koniec bardzo dziękujemy wszystkim członkom Sekcji Pteridologicznej Polskiego Towarzystwa Botanicznego oraz prezes PTB prof. dr hab. Annie Mikule za zaangażowanie się w projekt nowego opracowania zarodnikowych roślin waskularnych Polski, ogromne wsparcie i pomoc w trakcie przygotowywania monografii.

Lista autorów i redaktorów

Mateusz Bartz
Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Biologii Rozwoju Roślin,
ul. Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław
ORCID: 0000-0002-0612-3656

Edyta M. Gola
Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Biologii Rozwoju Roślin,
ul. Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław,
e-mail: edyta.gola@uwr.edu.pl
ORCID: 0000-0002-4111-6785

Elżbieta Myśkow
Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Biologii Rozwoju Roślin,
ul. Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław,
e-mail: elzbieta.myskow@uwr.edu.pl
ORCID: 0000-0001-6305-9681

Anna Pacyna
Uniwersytet Jagielloński, Instytut Botaniki,
ul. Gronostajowa 3, 30-387 Kraków,
pracownik emerytowany

Ewa Szczęśniak
Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Botaniki,
ul. Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław,
e-mail: ewa.szczesniak@uwr.edu.pl
ORCID: 0000-0002-8162-7520

Józef Szmeja
Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii, Katedra Ekologii Roślin,
ul. Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk,
e-mail: jozef.szmeja@ug.edu.pl
ORCID: 0000-0002-1834-9468

Wojciech J. Szypuła
Warszawski Uniwersytet Medyczny, Wydział Farmaceutyczny, Katedra i Zakład Biologii Farmaceutycznej, ul. Banacha 1, 02-097 Warszawa,
e-mail: wojciech.szypula@wum.edu.pl
ORCID: 0000-0002-0090-7337

Elżbieta Zenkteler
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, Wydział Biologii, Zakład Botaniki Ogólnej, ul. Uniwersytetu Poznańskiego 6, 61-614 Poznań,
e-mail: elzbieta.zenkteler@amu.edu.pl
ORCID: 0000-0002-8514-4825

CZĘŚĆ I

1.1. Pozycja systematyczna Lycopodiopsida

Ewa Szczęśniak[1], Wojciech J. Szypuła[2], Edyta M. Gola[3]

[1]Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Botaniki
[2]Warszawski Uniwersytet Medyczny, Wydział Farmaceutyczny, Katedra i Zakład Biologii Farmaceutycznej
[3]Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Biologii Rozwoju Roślin

Lykopodiofity są najstarszą żyjącą linią lądowych roślin waskularnych, znaną z materiałów fosylnych od późnego syluru (sprzed ok. 420 mln lat). Linia ta zapoczątkowała ewolucję waskularnych roślin lądowych. Lykopodiofity są pierwszą grupą roślin, u których wykształciły się korzenie oraz mikrofile. Jako pierwsze skolonizowały suche siedliska i wytworzyły zbiorowiska leśne (Bateman *et al.*, 1998; Kenrick & Crane, 1997a, 1997b; Stein *et al.*, 2012). Obecnie jest to grupa schyłkowa. Liczba gatunków lykopodiofitów w 2016 r. została oszacowana na 1338 (PPG I, 2016), aktualnie wynosi ok. 1350 (patrz opracowanie klasy Lycopodiopsida w części systematycznej). Wykazują one stosunkowo małą różnorodność, nie są ani dominującym elementem w ekosystemach, ani liczebnie znaczącą grupą w świecie roślin – stanowią mniej niż 1% współczesnej flory (Wikström & Kenrick, 2001). Obecnie są intensywnie badane ze względu na znaczenie dla poznania ewolucji roślin, a także specyficzne właściwości i możliwość ich wykorzystania m.in. w medycynie.

Współczesna historia badań i systematyka lykopodiofitów: system Karola Linneusza

Wprowadzenie przez Linneusza uporządkowanego, binonominalnego systemu nazewnictwa organizmów żywych oraz zaproponowanie systemu ich klasyfikacji można przyjąć za początek współczesnych badań systematycznych i taksonomicznych (Linnéus, 1753). Mimo swojego nowatorstwa był to system sztuczny, oparty wyłącznie na często tylko pozornych podobieństwach morfologicznych. Linneusz w obrębie znanych mu żyjących lykopodiofitów wyróżnił tylko dwa rodzaje: *Isoëtes* oraz *Lycopodium*. Związany z siedliskami wodnymi rodzaj *Isoëtes* (z jednym gatunkiem *Isoëtes lacustris*) został przez niego włączony do paproci (Filices) obok rodzajów *Marsilea* i *Pilularia*. Niepozorne lądowe rośliny, o prostej budowie liści, zaklasyfikował do rodzaju *Lycopodium* i włączył do mchów (Musci), obok rodzajów *Porella* (obecne Jungermanniopsida, Marchantiophyta) i *Sphagnum* (obecne Sphagnopsida, Bryophyta; Ryc. 1.1).

Rodzaj *Lycopodium* w ujęciu linneuszowskim w pierwszym wydaniu *Species Plantarum* obejmował 24 gatunki i, jak wykazały późniejsze badania, okazał się polifiletyczny. Kolejne odkrycia wprowadzały zmiany na dwóch poziomach: pozycji filogenetycznej całych grup oraz zróżnicowania wewnątrz wydzielonego przez Linneusza rodzaju. Aktualnie gatunki wyróżnione przez Linneusza w 1753 r. w rodzaju *Lycopodium* są lokowane w dwóch klasach, trzech rzędach i 10 rodzajach (Tabela 1).

Szczęśniak, E., Szypuła, W. J., & Gola, E. M. (2023). 1.1. Pozycja systematyczna Lycopodiopsida. W: E. Szczęśniak, E. M. Gola, & E. Zenkteler (Red.) (2023). Lykopodiofity Polski – Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales. *Monographiae Botanicae*, 110, 15–26, Polish Botanical Society. https://doi.org/10.5586/978-83-963503-9-8

CRYPTOGAMIA FILICES. 1099

Adianthum ſcandens ramoſiſſimum, laciniis retuſis diſ-ſectum. *Plum. fil.* 76. *t.* 93
Darea ramoſiſſima ſcandens. *Pet. fil.* 102. *t.* 12. *f.* 5
Habitat in America.

9. TRICHOMANES fronde ſupra-decompoſita, foliis pinnisque alternis lanceolatis: foliolis laciniis cunei-formibus. *chinenſis.*
Habitat in China. *Oſbeck.*
Radix *vix villoſa.* Stipes *lævis, antice ſubcanaliculatus ſed margine obtuſo, nec marginato ut in ſequenti.* Frons *lanceolata, pedalis ex foliis alternis, lanceolatis.* Folia *alterna, alternatim pinnata.* Pinnæ *alternatim pinnatifidæ ſegmentis cuneiformibus. alternis, ſæpius bifloris.*

10. TRICHOMANES fronde ſupradecompoſita tripar-tita: foliolis alternis: pinnis alternis pinnatifidis. *canarienſis.*
Filix ramoſa canarienſis, rutæ murariæ pinnulis angu-ſtis altius inciſis mediæ coſtæ alternatim alligatis. *Pluk. alm.* 156. *t.* 291. *f.* 2.
Habitat in Canariis, Luſitania, *ad latera montium.*

11. TRICHOMANES fronde ſupradecompoſita: pin-nis filiformibus linearibus unifloris. *capillaceum.*
Adiantum capillaceum. *Plum. fil.* 83. *t.* 99. *Pet. fil.* 96. *t.* 10. *f.* 7.
Habitat in America.

MARSILEA.

1. MARSILEA foliis oppoſitis ſimplicibus. *natans.*
Salvinia vulgaris aquis innatans, foliis ſubrotundis pun-ctatis læte virentibus. *Mich. gen.* 107. *t.* 58.
Lenticula paluſtris latifolia punctata. *Bauh. pin.* 362.
Lens paluſtris patavina. *Bauh. hiſt.* 3. *p.* 785.
Habitat in Italiæ *foſſis paludoſis ſtagnantibus lente flu-entibus.*

2. MARSILEA foliis quaternatis. *quadrifolia.*
Lemma. *Juſſ. act.* 1740. *p.* 263. *Guett. ſtamp.* 1. *p.* 62.
Lenticula paluſtris quadrifolia. *Bauh. pin.* 362. *Mapp. alſat.* 166. *t.* 166.
Lens paluſtris quadrifolia. *Bauh. hiſt.* 3. *p.* 789. *Moriſ. hiſt.* 3. *p.* 619. *ſ.* 15. *t.* 4. *f.* 5.
Lens

1100 CRYPTOGAMIA MUSCI.

Lens paluſtris altera. *Cam. epit.* 853.
Habitat in Indiæ, Sibiriæ, Galliæ, Alſatiæ *foſſis.*
Genus diſtinguam, dum præcedens (1) *fuerit examinata.*

PILULARIA.

globulifera. 1. PILULARIA.
Pilularia paluſtris juncifolia. *Vaill. pariſ.* 159. *t.* 15. *f.* 6. *Dill. muſc.* 538. *t.* 79. *f.* 1. *Juſſ. act.* 1739. *p.* 240. *t.* 11.
Graminifolia paluſtris repens, vaſculis granorum piperis æmulis. *Raj. hiſt.* 1325. *angl.* 3. *p.* 136. *Moriſ. hiſt.* 3. *p.* 608. *ſ.* 15. *t.* 7. *f.* 49.
Gramen piperinum. *Pet. herb. t.* 19. *f.* 8.
Muſcus aureus capillaris paluſtris, inter folia folliculis rotundis quadripartitis. *Pluk. alm.* 246. *t.* 48. *f.* 1.
Habitat in Europæ *inundatis.*

ISOËTES.

lacuſtris. 1. ISOËTES. *It. ſcan.* 417. *t.* 419. *Nov. gen.* 1109.
Marſilea foliis ſubulatis ſemicylindricis articulatis. *Fl. ſuec.* 996.
Calamaria folio longiore & graciliore. *Dill. muſc.* 541. *t.* 80. *f.* 2.
Subularia lacuſtris ſ. Calamiſtrum herba aquatica alpina. *Raj. angl.* 1. *p.* 210. *t.* 210.
Habitat in Europæ *frigidæ fundo lacuum.*

MUSCI.

LYCOPODIUM.

linifolium. 1. LYCOPODIUM foliis alternis remotis lanceolatis, floribus axillaribus.
Selago linariæ foliis. *Dill. muſc.* 440. *t.* 57. *f.* 5.
Muſcus maximus, linariæ foliis. *Plum. fil.* 144. *t.* 166. *f. C. b.*
Habitat in America *meridionali.*

nudum. 2 LYCOPODIUM foliis oppoſitis, ſpicis terminalibus: floribus diſtantibus.
Lycopodioides fruteſcens, ſpicis laxis nudis. *Dill. muſc.* 468. *t.* 64. *f.* 4.
Muſcus fruteſcens, fructu tricapſulari. *Plum. fil.* 145. *t* 170. *f. A. A.*
Habitat in Indiis.
Cau-

Ryc. 1.1. Lykopodiofity w ujęciu Linneusza, strony 1099–1100 z dzieła *Species Plantarum* 2 (Linnéus, 1753)

Rodzaj *Isoëtes* L. jest uznawany do dziś i pozostaje jedynym żyjącym przedstawicielem rodziny Isoëtaceae, a nowe opisywane gatunki są na tyle podobne morfologicznie i genetycznie, że są klasyfikowane w jego obrębie. Rodzaj *Isoëtes* obejmuje około 250 gatunków (PPG I, 2016). Przez pewien czas w obrębie rodziny był wyróżniany rodzaj *Stylites* (Amstutz, 1957) z dwoma gatunkami: *Stylites andicola* Amstutz i *S. gemmifera* Rauh, wyróżniający się m.in. dłuższą łodygą, lecz współczesne badania nie potwierdziły jego odrębności i obecnie oba te gatunki są zaliczane do rodzaju *Isoëtes* jako *I. andicola* (Amstutz) L. D. Gómez (Larsén & Rydin, 2016). W okresie przeddarwinowskim rodzaj *Isoëtes* traktowany był jako najbardziej odrębny wsród lykopodiofitów. Ze względu na budowę, heterosporię i środowisko życia zwykle włączano go do wodnych paproci i lokowano razem z *Marsilea* i *Pilularia*.

Zmiany w ujęciu systematycznym lykopodiofitów: wybrane systemy przeddarwinowskie

Ze względu na specyficzną morfologię poszczególni przedstawiciele lykopodiofitów byli lokowani w systemie taksonomicznym w różnych grupach i przypisywano im różny stopień pokrewieństwa z innymi zarodnikowymi roślinami waskularnymi.

Wczesny system *Genera Plantarum*, stworzony przez Antoine'a Laurenta de Jussieu (de Jussieu, 1789), miał wielkie znaczenie dla systematyki, ponieważ rozpoczął wprowadzanie i hierarchizację jednostek taksonomicznych: rodzin, klas, gromad. Wyróżniona klasa Acotyledones obejmowała sześć rzędów: Fungi, Algae, Hepaticae, Musci, Filices, Naiades. W tym systemie, podobnie jak u Linneusza, lykopodiofity były lokowane w dwóch różnych jednost-

Tabela 1. Aktualna przynależność systematyczna gatunków opisanych przez Linneusza (Linnéus, 1753) w rodzaju *Lycopodium*

Gatunek wg Linneusza	Obecny rodzaj wg PPG I, 2016	Rodzina	Rząd i klasa
L. annotinum L.	*Spinulum* A. Haines 2003	Lycopodiaceae	Lycopodiales, Lycopodiopsida
L. carolinianum L.	*Pseudolycopodiella* Holub 1983		
L. cernuum L.	*Palhinhaea* Franco & Vasc. 1967		
L. clavatum L.	*Lycopodium* L. 1753		
L. complanatum L.	*Diphasiastrum* Holub 1975		
L. alpinum L.	*Diphasiastrum* Holub 1975		
L. inundatum L.	*Lycopodiella* Holub 1964		
L. alopecuroides L.	*Lycopodiella* Holub 1964		
L. obscurum L.	*Dendrolycopodium* A. Haines 2003		
L. phlegmaria L.	*Phlegmariurus* Holub 1964		
L. linifolium L.	*Phlegmariurus* Holub 1964		
L. selago L.	*Huperzia* Bernh. 1800		
L. rupestre L.	*Selaginella* P. Beauv. 1804	Selaginellaceae	Selaginellales, Lycopodiopsida
L. selaginoides L.	*Selaginella* P. Beauv. 1804		
L. bryopteris L.	*Selaginella* P. Beauv. 1804		
L. sanguinolentum L	*Selaginella* P. Beauv. 1804		
L. helvetica L.	*Selaginella* P. Beauv. 1804		
L. apodum L.	*Selaginella* P. Beauv. 1804		
L. flabellatum L.	*Selaginella* P. Beauv. 1804		
L. canaliculatum L.	*Selaginella* P. Beauv. 1804		
L. plumosum L.	*Selaginella* P. Beauv. 1804		
L. ornithopodioides L.	*Selaginella* P. Beauv. 1804		
L. denticulatum L.	*Selaginella* P. Beauv. 1804		
L. nudum L.	*Psilotum* Sw. 1800	Psilotaceae	Psilotales, Polypodiopsida

kach, tj. Musci (Mchy): *Lycopodium* i Filices (Paprocie): *Isoëtes* (umieszczany między *Marsilea* a *Equisetum*).

System czeskich botaników Friedricha von Berchtolda i Jana Svatopluka Presla, opublikowany w pracy *O Přirozenosti Rostlin* (Berchtold & Presl, 1820), wprowadził nazwy wielu rodzin, zwłaszcza roślin nasiennych, lecz pozostał systemem sztucznym. Zarodnikowe rośliny waskularne były klasyfikowane za nasiennymi i ramienicami (175. Charae), a przed mchami (182. Musci), wątrobowcami (183. Marchantinae, 184. Ricciae), glonami (185. Algae) oraz porostami i grzybami (186. i kolejne). Podobnie jak u Linneusza, w lykopodiofitach wyróżniane były tylko dwa rodzaje: *Lycopodium* zaliczony do Lycopodiaceae i *Isoëtes* włączony do Pilulariae. Do widłaków nadal zaliczane były psylofity (rodzaj *Tmesipteris*), a dodatkowo włączono rodzaje *Ophioglossum* i *Botrychium*, obecnie wszystkie zaliczane do paproci.

System von Berchtolda i Presla 1820

Rząd 176. Equisetaceae (*Equisetum*)
Rząd 177. Lycopodiaceae (***Lycopodium***, *Tmesipteris*, *Bernhardia*, *Ophioglossum*, *Botrychium*)
Rząd 178. Marattiae (*Marattia*, *Danaea*)
Rząd 179. Osmundaceae (*Gleichenia*, *Mohria*, *Osmunda*)
Rząd 180. Polypodiaceae (*Polybotrya*, *Acrostichum*, *Hemionitis*, *Meniscium*, *Taenitis*, *Ceterach*, *Grammitis*, *Polypodium*, *Aspidium*, *Struthiopteris*, *Lomaria*, *Asplenium*, *Scolopendrium, Pteris, Vittaria, Blechnum, Adiantum, Cheilanthes, Cyathea, Trychomanes, Hymenophyllum*)
Rząd 181. Pilulariae (***Isoëtes***, *Pilularia*, *Salvinia*, *Marsilea*, *Azolla*)

W kolejnym proponowanym systemie belgijski botanik Barthélemy-Charles Du Mortier (1829) zaliczył organizmy zarodnikowe waskularne do Cryptanthae i podzielił je na dwie klasy: Dermogynae (obecne zarodnikowe waskularne) i Mitrogynae (obecne mszaki). W Dermogynae wydzielił cztery rzędy: Equisetariae, Filicariae, Pilulariae i Lycopodiariae. *Isoëtes* i *Lycopodium*, wbrew przyjętym wtedy poglądom, zostały oddzielone od paproci i ujęte w obrębie Lycopodiariae. Do widłaków nadal zaliczany był rodzaj *Psilotum*; nasięźrzałowe zostały przeniesione do rzędu Filicariae.

System Du Mortiera 1829

Klasa: Dermogynae
  Rząd: Lycopodiariae
    Rodzina: Isoëtinae (***Isoëtes***)
    Rodzina: Lycopodinae (***Lycopodium***, *Psilotum*)

Stworzony niemal w tym samym czasie system Lindleya (1847) wydzielił *Isoëtes* z widłaków i ponownie zaliczył do paproci wodnych. Rząd Lycopodiales został umieszczony za mszakami (Muscales), do których zostały zaliczone skrzypy (Equisetaceae) i przed paprociami (Filicales). Jako odrębny rodzaj ujął w systemie widliczkę *Selaginella*, zaliczoną do Lycopodiaceae.

System Lindleya 1847

Klasa: Acrogenes
  Rząd: Lycopodiales
    Rodzina: Lycopodiaceae (*Tmesipteris; Psilotum;* ***Lycopodium****: Selago, Huperzia, Lepidotis, Chamaeclinis;* ***Selaginella****: Stachygynandrum, Diplostachyum, Gymnogynum;* ***Phylloglossum***)
    Rodzina: Marsileaceae (*Pilularia*; *Marsilea*; *Azolla*; *Salvinia*; ***Isoëtes***)

Zmiany w ujęciu systematycznym lykopodiofitów: wybrane systemy podarwinowskie

Opublikowanie pracy Darwina o powstawaniu gatunków (Darwin, 1859) wpłynęło na podejście do systematyki i filogenezy roślin. Systemy tworzone w tym czasie były coraz bliższe naturalnemu.

Pierwszym, który przynajmniej częściowo uwzględniał powiązania ewolucyjne, był opracowywany od 1875 r. system niemieckiego botanika Augusta Wilhelma Eichlera, znanego także jako Augustus Guiliemus Eichler. Organizmy uznawane wówczas za rośliny podzielił on na te o ukrytych organach rozrodczych Cryptogamae i o jawnych organach rozrodczych Phanerogamae. Do Cryptogamae zaliczył trzy gromady: Thallophyta (klasy Algae i Fungi), Bryophyta (klasy Hepaticae i Musci) oraz Pteridophyta, w której wydzielił klasy Equisetinae, Lycopodinae i Filicinae (Eichler, 1886).

System stworzony przez Adolfa Englera (Heinricha Gustava Adolfa Englera), dyrektora ogrodów botanicznych we Wrocławiu, a później w Berlinie i Dahlem (obecnie w administracyjnych granicach Berlina), był powszechnie przyjętym ujęciem systematycznym świata roślin, choć jak sam autor zaznaczał, nie był on naturalny ze względu na ograniczoną ilość danych. System ten rozwijany był później we współpracy z Karlem Prantlem (rośliny nasienne). W Polsce został spopularyzowany dzięki tłumaczeniu akademickiego podręcznika botaniki autorstwa Edwarda Strasburgera (ostatnie wydanie polskie z roku 1972). Rośliny telomowe w tym systemie zostały podzielone na dwie gromady: rośliny bezpyłkowe Embryophyta zoidiogama (Engler, 1892) lub Embryophyta asiphonogama (Archegoniatae) (Engler, 1903), których komórki plemnikowe aktywnie przepływały do komórek jajowych, oraz rośliny pył-

kowe Embryophyta siphonogama (Siphonogamae), których komórki plemnikowe były transportowane wewnątrz ziarn pyłku. W obrębie Embryophyta asiphonogama Engler wydzielił podgromady Bryophyta oraz Pteridophyta, w której umieścił klasy Filicales, Equisetales i Lycopodiales. Do widłaków nadal była włączana rodzina Psilotaceae. Nowością było wydzielenie podklas widłaków jednakozarodnikowych i różnozarodnikowych (Engler, 1892). W nowszej wersji tego systemu (Engler, 1903) były to Lycopodiales eligulatae i ligulatae, co odpowiada współczesnym liniom widłaków jednakozarodnikowych, które nie posiadają liguli (języczka), oraz widłaków różnozarodnikowych, wykształcających języczek.

System Englera 1903

Gromada: Embryophyta asiphonogama (Archegoniatae)
- Podgromada: Pteridophyta
  - Klasa: Lycopodiales
    - Rząd: Lycopodiales eligulatae (Isosporae, Engler, 1892)
      - Podrząd: Lycopodiineae
        - Rodzina: Lycopodiaceae (***Lycopodium***, ***Phylloglossum***)
      - Podrząd: Psilotineae
        - Rodzina: Psilotaceae (*Psilotum*, *Tmesipteris*)
    - Rząd: Lycopodiales ligulatae (Heterosporae, Engler, 1892)
      - Podrząd: Selaginellineae
        - Rodzina: Selaginellaceae (***Selaginella***)
      - Podrząd: Isoëtineae
        - Rodzina: Isoëtaceae (***Isoëtes***)

Nieco późniejszy system, stworzony przez austriackiego botanika Richarda Wettsteina utrzymał pozycję widłaków w Pteridophyta. Wettstein za najstarszą żyjącą klasę uznał Lycopodiinae z rzędami Lycopodiales i Selaginellales, ale wyodrębnił Isoëtinae z widłaków i umieścił je za klasą Psilotinae, między Equisetinae i Filicinae (Wettstein, 1923).

System Wettsteina 1923

Gromada: Archegoniatae
- Podgromada: Pteridophyta
  - Klasa: Lycopodiinae
    - Rząd: Lycopodiales
      - Rodzina: Lycopodiaceae (***Lycopodium***)
    - Rząd: Selaginellales
      - Rodzina: Selaginellaceae (***Selaginella***)
  - Klasa: Psilotinae
  - Klasa: Equisetinae
  - Klasa: Isoëtinae
      - Rodzina: Isoëtaceae (***Isoëtes***)
  - Klasa: Filicinae

W połowie XX w. amerykański botanik Gilbert Morgan Smith stworzył system obejmujący wyłącznie organizmy zarodnikowe. Opublikowany w 1955 r. drugi tom systematyki zawierał mszaki i zarodnikowe rośliny waskularne (Smith, 1955). Smith oddzielił psyloty od widłaków i ujął je w odrębnej gromadzie Psilophyta, w rzędzie Psilotales (pierwszym, najstarszym rzędzie zarodnikowych roślin waskularnych). Widłaki umieścił w odrębnej gromadzie (Lepidophyta), podobnie jak następne w kolejności skrzypy (Calamophyta) i paprocie (Pterophyta).

System Smitha 1955

Gromada: Lepidophyta
Rząd: Lycopodiales
Rodzina: Lycopodiaceae
Rząd: Selaginellales
Rodzina: Selaginellaceae
Rząd: Isoëtales
Rodzina: Isoëtaceae

W monumentalnym dziele *The families and genera of vascular plants,* opracowanym w systemie Kubitzkiego, pierwszy tom w części poświęcony był zarodnikowym roślinom waskularnym (Kramer & Green, 1990). Opracowania rodzin były wykonane na bardzo dobrym poziomie przez specjalistów od danej grupy, lecz ich uporządkowanie przyjęto zgodnie ze starym systemem: wszystkie zarodnikowe rośliny waskularne ulokowano w jednej gromadzie Pteridophyta, w jej obrębie wydzielono klasy: Psilotatae, Lycopodiatae, Equisetatae i Filicatae.

System Kubitzkiego 1990

Gromada: Pteridophyta
Klasa: Lycopodiatae
Rodzina: Isoëtaceae
Rodzina: Lycopodiaceae
Rodzina: Selaginellacae

W dziele *Flora Europaea*, w pierwszym wydaniu (Tutin *et al*., 1964), gromada Pteridophyta została podzielona na trzy klasy: Lycopodiopsida, Sphenopsida i Filicopsida. Wszystkie widłaki ujęto w klasie Lycopodiopsida, rodzina Lycopodiaceae zawierała rodzaje *Huperzia*, *Diphasium*, *Lepidotis*, *Lycopodium*. W wydaniu drugim (Tutin *et al.*, 1993) wszystkie zarodnikowe rośliny waskularne także były umieszczone w Pteridophyta, ale w czterech klasach. Zmiana była spowodowana dodaniem pierwszej w układzie filogenetycznym a wcześniej nieuwzględnianej klasy Psilotopsida z rodziną Psilotaceae i rodzajem *Psilotum*. Następna dopiero była klasa Lycopodiopsida z trzema rodzinami, poprzedzająca klasy Sphenopsida i Filicopsida. W wydaniu tym zaktualizowano też nazwy rodzajów.

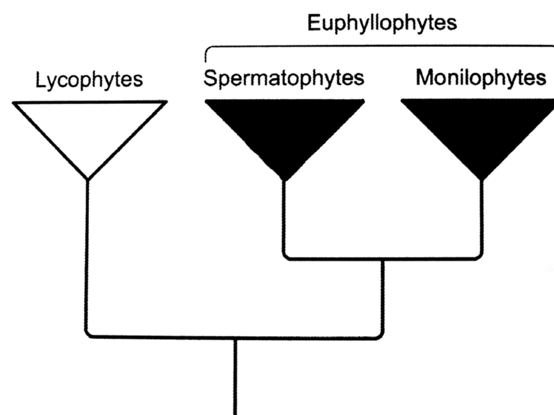
System przyjęty we *Flora Europaea* 1993

Gromada: Pteridophyta
Klasa: Lycopodiopsida
Rodzina: Lycopodiaceae (***Huperzia*, *Lycopodiella*, *Lycopodium*, *Diphasiastrum***)
Rodzina: Selaginellacae (***Selaginella***)
Rodzina: Isoëtaceae (***Isoëtes***)

Przełomową pracą dla poznania pozycji filogenetycznej lykopodiofitów było porównanie sekwencji nukleotydowych chloroplastowego DNA (cpDNA) wybranych przedstawicieli roślin lądowych, które pozwoliło na zlokalizowanie i zidentyfikowanie inwersji o rozmiarach 30 kpz uznanej za molekularny marker Lycopodiopsida (Raubeson & Jansen, 1992). Mutacja ta została stwierdzona także w genomie chloroplastowym mszaków, brak jej u pozostałych roślin lądowych. Wg autorów świadczy to o pochodzeniu lykopodiofitów i Embryophyta, obejmujących wszystkie pozostałe grupy roślin waskularnych, od wspólnych dewońskich przodków i wczesnym ewolucyjnym rozdzieleniu obu linii rozwojowych (Kenrick & Crane, 1997a, 1997b; Raubeson & Jansen, 1992). Niezależne badania sekwencji *rbc*L i rDNA SSU rRNA wykazały obecność

jednej linii rozwojowej widłaków, która w dewonie (ok. 400 mln lat temu) rozdzieliła się na dwie: widłaki jednakozarodnikowe obejmujące obecnie żyjące Lycopodiales i widłaki różnozarodnikowe z kladami Selaginellales i Isoëtales (Kranz & Huss, 1996; Wikström & Kenrick, 1997, 2001). Wyniki tych badań podkreślają odrębność filogenetyczną lykopodiofitów (zaliczanych do roślin mikrofilowych) od polypodiofitów (zaliczanych do roślin makrofilowych) oraz bliższe pokrewieństwo polypodiofitów i roślin nasiennych niż polypodiofitów i lykopodiofitów.

Odrębność linii Lycopodiopsida została potwierdzona i uznana. Drzewa filogenetyczne publikowane w XXI w. prezentują ją jako odrębną, najstarszą linię roślin waskularnych, siostrzany klad dla linii obejmującej paprocie i rośliny nasienne (m.in. Smith *et al.*, 2006; Christenhusz *et al.*, 2011; Ryc. 1.2).



Ryc. 1.2. Podstawa drzewa filogenetycznego roślin waskularnych (Smith *et al.*, 2006, zmienione)

W 2015 r. ukazało się zbiorowe opracowanie prezentujące systematykę wszystkich żyjących organizmów (Ruggiero *et al.*, 2015), w którym w gromadzie Tracheophyta (rośliny waskularne), wydzielono trzy podgromady: lykopodiofity z klasą Lycopodiopsida, polypodiofity z klasą Polypodiopsida (z czterema podklasami: Equisetidae, Ophioglossidae, Marattidae i Polypodiidae) oraz podgromadę Spermatophytina (rośliny nasienne, z dwiema nadklasami Gymnospermae i Angiospermae).

System wg Ruggiero *et al.*, 2015

Gromada: Tracheophyta
- Podgromada: Lycopodiophytina
  - Klasa: Lycopodiopsida
    - Rząd: Lycopodiales
    - Rząd: Isoëtales
    - Rząd: Selaginellales

Pierwsze kompleksowe i szczegółowe opracowanie drzewa filogenetycznego oraz systematyki wszystkich żyjących waskularnych roślin zarodnikowych to praca liczącego łącznie 94 osoby międzynarodowego zespołu *Pteridophyte Phylogeny Group* (PPG I, 2016). Wszechstronne analizy doprowadziły do powstania pełnego (na ówczesny stan wiedzy) ujęcia powiązań żyjących zarodnikowych roślin waskularnych. Wyniki badań potwierdzają rozdział roślin waskularnych na dwie siostrzane linie ewolucyjne: rośliny mikrofilowe i makrofilowe. Zarodnikowe rośliny waskularne lokowane są w dwóch klasach: filogenetycznie starszej Lycopodiopsida oraz blisko spokrewnionej z roślinami nasiennymi Polypodiopsida. W obrębie Lycopodiopsida podział na rzędy nie uległ zmianie. Rodzina Lycopodiaceae w tym ujęciu została podzielona na trzy podrodziny: Lycopodioideae, Lycopodielloideae i Huperzioideae. Taki system klasyfikacji jest obecnie przyjmowany przez większość botaników.

System PPG I, 2016

Klasa: Lycopodiopsida
Rząd: Lycopodiales
Rodzina: Lycopodiaceae
Podrodzina: Huperzioideae (***Huperzia, Phlegmariurus, Phylloglossum***)
Podrodzina: Lycopodielloideae (***Lateristachys, Lycopodiella, Palhinhaea, Pseudolycopodiella***)
Podrodzina: Lycopodioideae (***Austrolycopodium, Dendrolycopodium, Diphasiastrum, Diphasium, Lycopodiastrum, Lycopodium, Pseudodiphasium, Pseudolycopodium, Spinulum***)
Rząd: Selaginellales
Rodzina: Selaginellaceae (***Selaginella***)
Rząd: Isoëtales
Rodzina: Isoëtaceae (***Isoëtes***)

Kolejna analiza taksonów z rodziny Lycopodiaceae z wykorzystaniem markerów molekularnych (Chen *et al*., 2022) potwierdziła odrębność i monofiletyczność trzech podrodzin wydzielanych w jej obrębie. Grupą starszą filogenetycznie, siostrzaną dla podrodzin Lycopodioideae i Lycopodielloideae, jest podrodzina Huperzioideae z trzema rodzajami.

Proponowano także alternatywne ujęcie rzędu Lycopodiales, z wydzieleniem dwóch rodzin: Lycopodiaceae i Huperziaceae (m.in. Haines, 2003; Holub, 1975a, 1975b, 1985, 1991; Rothmaler, 1944, 1962; Zhang, 2004), lecz obecnie nie jest ono powszechnie akceptowane.

Według PPG I (2016) widłaki jednakozarodnikowe obejmują 16 rodzajów i ok. 1388 gatunków. Ostatnie badania lykopodiofitów (Chen *et al.*, 2022) potwierdziły monofiletyczność i odrębność trzech rodzajów w obrębie Huperzioideae i dziewięciu rodzajów w obrębie Lycopodioideae, w tym tworzących siostrzane klady rodzajów *Lycopodium* i *Spinulum*. Zmiana została wprowadzona w podrodzinie Lycopodielloideae: ze względu na odrębność genetyczną i dobre morfo-

Tabela 2. Aktualnie wyróżniane rodzaje w rodzinie Lycopodiaceae, układ za Chen *et al.,* 2022; dla Lycopodioideae i Lycopodielloideae kolorami oznaczono główne klady

Podrodzina	Obecny rodzaj	Gatunek typowy, pierwsza nazwa
Huperzioideae	*Huperzia* Bernh. 1800	*Lycopodium selago* L.
	Phlegmariurus Holub 1964	*Lycopodium phlegmaria* L.
	Phylloglossum Kunze 1843	*Phylloglossum drummondii* Kunze
Lycopodioideae	*Lycopodiastrum* Holub ex R. D. Dixit 1981	*Lycopodium casuarinoides* Spring
	Diphasiastrum Holub 1975	*Lycopodium complanatum* L.
	Spinulum A. Haines 2003	*Lycopodium annotinum* L.
	Lycopodium L. 1753	*Lycopodium clavatum* L.
	Pseudolycopodium Holub 1983	*Lepidotis densa* Rothm.
	Pseudodiphasiastrum Holub 1983	*Lycopodium volubile* (G. Forst.) Holub
	Austrolycopodium Holub 1991	*Lepidotis magellanica* P. Beauv.
	Dendrolycopodium A. Haines 2003	*Lycopodium obscurum* L.
	Diphasium C. Presl ex Rothm. 1944	*Lycopodium jussiaei* Desv.
Lycopodielloideae	*Brownseya* Li Bing Zhang, L. D. Sheph., D. K. Chen, X. M. Zhou & H. He 2022	*Lycopodium serpentinum* Kunze
	Palhinhaea Franco & Vasc. 1967	*Lycopodium cernuum* L.
	Lateristachys Holub 1983	*Lycopodium laterale* R. Br.
	Lycopodiella Holub 1964	*Lycopodium inundatum* L.
	Pseudolycopodiella Holub 1983	*Lycopodium carolinianum* L.

logicznie wyróżniające cechy *Lycopodiella serpentina* (Kunze) B. Øllg., która jest gatunkiem siostrzanym dla rodzaju *Palhinhaea*, została wydzielona jako nowy rodzaj *Brownseya* Li Bing Zhang, L. D. Sheph., D. K. Chen, X. M. Zhou & H. He, co zwiększa liczbę rodzajów w obrębie Lycopodiales do 17 (Tabela 2).

Klasyfikacja lykopodiofitów w polskiej literaturze

Pierwsze wzmianki o widłakach na ziemiach polskich były publikowane w okresie przedlinneuszowskim (Marcin z Urzędowa, 1595; Szymon Syreński – Syreniusz, 1613). Widłaki notowano również w ważniejszych pracach botanicznych z końca XVIII i początku XIX w., z oczywistych powodów klasyfikowano je zgodnie z systemem Linneusza. Kluk (1808) w drugim tomie *Dykcjonarza Roślinnego* wymienia i opisuje sześć gatunków *Lycopodium*: włóczęga babimór *L. clavatum*, włóczęga spławowa *L. inundatum*, włóczęga gaiowa *L. annotinum*, włóczęga zdrownana *L. complanatum*, włóczęga wroniec *L. selago* oraz włóczęga pastwiskowa *L. selaginoides* (obecnie *Selaginella selaginoides*, Selaginellaceae, Selaginellales).

Czerwiakowski (1849) w pracy *Opisanie Roślin Skrytopłciowych* wymienił sześć rodzimych gatunków *Lycopodium*, lokując je w rodzinie Lycopodiaceae Swatz.: widłak goździsty, ściśniony, alpejski, spławowy, jałowcowaty i widłak wroniec (obecne nazwy patrz indeks). Podał także polskie nazwy rodzaju: widłak, widłaczek lub włóczęga. Ponadto wymienił trzy gatunki strefy tropikalnej, w tym *L. phlegmaria* L. (obecnie *Phlegmariurus phlegmaria* (L.) Holub).

Pierwszym nowoczesnym opracowaniem zarodnikowych roślin waskularnych Polski był poświęcony im rozdział w pierwszym tomie *Flory Polski* Raciborskiego i Szafera. Raciborski (1919) ujął w systemie widłaki, widliczki i porybliny jako ostatnie, za paprociami i skrzypami.

Systematyka wg Raciborskiego, 1919

Typ: Archegoniatae – Rodniowce
- Gromada: Pteridophyta – Paprotniki
  - Klasa: Filicinae – Paprocie
  - Klasa: Equisetinae – Skrzypy
  - Klasa: Lycopodinae – Widłaki
    - Rząd: Lycopodiales – Widłakowe
      - Rodzina: Lycopodiaceae – Widłakowate (***Lycopodium***)
  - Klasa: Selaginellinae – Widliczki
    - Rząd: Selaginellales – Widliczkowe
      - Rodzina: Selaginellaceae – Widliczkowate (***Selaginella***)
  - Klasa: Isoëtinae – Porybliny
    - Rząd: Isoëtales – Poryblinowe
      - Rodzina: Isoëtaceae – Poryblinowate (***Isoëtes***)

W tym ujęciu w Lycopodiaceae znalazło się sześć gatunków widłaków jednakozarodnikowych, część z wyróżnionymi niższymi jednostkami: *L. clavatum*, *L. annotinum*, *L. alpinum*, *L. inundatum*, *L. complanatum* subsp. *anceps* Wallr., *L. complanatum* subsp. *chamaecyparissus* A. Br. oraz *L. selago* var. *recurva* Desv. i *L. selago* var. *appressa* Desv. Raciborski podał także dwa gatunki poryblinów: *Isoëtes lacustris* i *I. echinospora* Durieu oraz dwa gatunki widliczek *Selaginella selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart. i *S. helvetica* (L.) Spring. Pierwszy tom *Flory Polski* po zmianach granic w 1945 r. nie został zaktualizowany.

Józef Rostafiński był autorem szerokiego ujęcia pteridoflory *Krytyczne zestawienie paprotników Królestwa Polskiego* (Rostafiński, 1886) i bardzo popularnego *Przewodnika* (do oznaczania roślin; Rostafiński, 1911), który doczekał się wielokrotnych wznowień w latach 1900–1979. Od 1953 r. był publikowany z uzupełnieniami Olgi Seidl jako *Przewodnik do oznaczania roślin* (Rostafiński & Seidl, 1979). Jest to najdłużej wydawana pozycja botaniczna w naszym kraju.

Dopiero w jego czwartym wydaniu (1911) znalazła się gromada Pteridophyta, w której wyróżniono trzy klasy: Lycopodiinae – widłaki, Equisetinae – skrzypy i Filicinae – paprocie.

Systematyka wg J. Rostafińskiego, 1911

Podtyp: Archegoniatae – Rodniowce
Gromada: Pteridophyta – Paprotniki
Klasa: Lycopodiinae
Rząd: Lycopodiales – Widłakowce
Rodzina: Lycopodiaceae – Widłakowate (***Lycopodium***)
Rząd: Isoëtales – Poryblinowce
Rodzina: Isoëtaceae – Poryblinowate (***Isoëtes***)

Pierwsze wydanie klucza *Rośliny polskie* (Szafer *et al.*, 1924) obejmowało zasięgi lykopodiofitów obszaru II Rzeczypospolitej w granicach z lat 1921–1945. Gatunki zostały opracowane zgodnie z pierwszym tomem *Flory Polski* (Raciborski, 1919). Druga wojna światowa wymusiła przerwę w badaniach i spowodowała zmianę obszaru, dla którego przygotowywano opracowania. W kolejnych powojennych wydaniach klucza *Rośliny Polskie* (Szafer *et al.,* 1953–1988) pozycja widłaków w systemie była powtórzeniem z publikacji z 1919 r. (Raciborski, 1919). Umieszczono je za paprociami i skrzypami. Zachowano także stare nazewnictwo rodzajów, mimo zaakceptowanego już w Europie wydzielenia rodzajów *Huperzia*, *Lycopodiella* i *Diphasiastrum* oraz opublikowania prac Pacyny o rodzaju *Diphasium* (obecne *Diphasiastrum*) w Polsce (Pacyna, 1972 a, 1972 b). Dla Polski autorzy podawali *Lycopodium selago, L. inundatum, L. annotinum*, *L. clavatum*, *L. alpinum*, *L. complanatum* i *L. tristachyum*. Wykaz rodzimych gatunków widłaków różnozarodnikowych był zgodny ze stanem obecnym. Pomimo zmian, które zaszły w światowej systematyce i taksonomii lykopodiofitów, klucz *Rośliny Polskie* aż do ostatniego wydania zachował niezmieniony układ systematyczny i nomenklaturę oraz liczbę gatunków w tej grupie roślin (Szafer *et al.*, 1988).

Najnowszy *Klucz do oznaczania roślin Polski niżowej* (Rutkowski, 1998–2022) został wydany po opublikowaniu prac o odrębności ewolucyjnej widłaków, mimo to autor nadal włączał wszystkie polskie gatunki widłaków do gromady Pteridophyta – Paprotniki. Klasa Lycopodiopsida została jednak ujęta jako pierwsza i najstarsza ewolucyjnie. Widłaki jednakozarodnikowe i różnozarodnikowe zostały umieszczone w rzędzie Lycopodiales i rozdzielone dopiero na poziomie rodzin na Lycopodiaceae, Selaginellaceae i Isoëtaceae. W nowoczesny sposób potraktowano przynależność do rodzajów, uwzględniając w rodzinie Lycopodiaceae rodzaje *Huperzia*, *Lycopodiella*, *Lycopodium*, *Diphasiastrum*. Ponieważ jest to klucz do flory niżowej (bez Karpat i Sudetów) nie zostały w nim uwzględnione taksony górskie; klucz obejmuje 10 gatunków lykopodiofitów, w tym po raz pierwszy w polskich kluczach takson pochodzenia mieszańcowego *D. ×zeilleri* (Rouy) Holub.

Systematyka wg Rutkowskiego, 1998–2022

Gromada: Pteridophyta – Paprotniki
Klasa: Lycopodiopsida (Lycopsida) – Widłaki
Rząd: Lycopodiales – Widłakowce
Rodzina: Lycopodiaceae – Widłakowate (***Huperzia, Lycopodiella, Lycopodium, Diphasiastrum***)
Rodzina: Selaginellaceae – Widliczkowate (***Selaginella***)
Rodzina: Isoëtaceae – Poryblinowate (***Isoëtes***)
Klasa: Sphenopsida (Equisetinae) – Skrzypy
Klasa: Filicopsida – Paprocie

Od 1995 r. ukazuje się krytyczna lista roślin waskularnych Polski (Checklist). Pierwsze wydanie (Mirek *et al.*, 1995) nie zawierało systematyki taksonów; znalazły się w nim następujące

rodzaje lykopodiofitów: *Diphasiastrum* (5 gatunków), *Huperzia* (1), *Isoëtes* (2), *Lycopodiella* (1), *Lycopodium* (2), *Selaginella* (2). W drugim wydaniu (Mirek *et al.*, 2002) liczba rodzajów i gatunków nie uległa zmianie, dodana została systematyka roślin waskularnych, w której lykopodiofity zaliczono do pteridofitów, widłaki jednakozarodnikowe podzielono na dwie rodziny Huperziaceae i Lycopodiaceae, widłaki różnozarodnikowe ulokowano w jednej klasie Isoëtopsida. Mimo ugruntowania w literaturze światowej nowego ujęcia systematycznego lykopodiofitów oraz podziałów w ich obrębie, w trzecim wydaniu checklisty (Mirek *et al.*, 2020) system nie został zaktualizowany. Jedyną nowością jest uwzględnienie *Diphasiastrum ×oellgaardii* Stoor, Boudrie, Jérôme, Horn, Bennert, jednego z trzech taksonów *Diphasiastrum* mieszańcowego pochodzenia, występujących w Polsce. Łączna liczba taksonów lykopodiofitów wzrosła do 14, nie podano wśród nich antropofitów i efemerofitów.

Systematyka wg Mirek *et al.*, 2020

Gromada: Pteridophyta
- Klasa: Lycopodiopsida (Lycopsida)
  - Rząd: Lycopodiales
    - Rodzina: Huperziaceae
    - Rodzina: Lycopodiaceae
- Klasa: Isoëtopsida
  - Rząd: Selaginellales
    - Rodzina: Selaginellaceae
  - Rząd: Isoëtales
    - Rodzina: Isoëtaceae

W opracowaniu Zając i Zając (2003) lykopodiofity są zaliczane do paprotników, które obejmują trzy duże grupy systematyczne w randze podgromad: Lycophytina, Sphenophytina i Pterophytina.

Pierwszym opublikowanym w języku polskim przeglądem historii badań, zmian w systematyce i powiązań filogenetycznych dla rodziny Lycopodiaceae była praca Szypuły (2013). Pozostałe rodziny lykopodiofitów takiego opracowania dotychczas nie mają.

Na przełomie XX i XXI w. w Polsce zostały wznowione dwa podręczniki botaniki: *Botanika* (Jasnowska *et al.*, 1999), która zawiera gromadę Pteridophyta, podzieloną na klasy Lycopsida (widłaki), Sphenopsida (skrzypy) i Filicopsida (paprocie), oraz *Botanika – Systematyka* (Szweykowska & Szweykowski, 1997–2012). Druga pozycja jest bardzo popularnym podręcznikiem akademickim, o czym świadczą liczne wydania i kolejne dodruki. W wydaniu 10. lykopodiofity są umieszczone w rozdziale *Rośliny telomowe – Widłaki, Psyloty, Skrzypy*, poprzedzającym rozdział poświęcony paprociom. Autorzy wyróżniają je w randze podgromad: Lycopodiophytina, Psilotophytina i Sphenophytina. W stosunku do klasy Isoëtopsida została użyta polska nazwa widłaki różnozarodnikowe, co sugeruje wyłączenie z tej kategorii klasy Selaginellopsida.

W większości relatywnie nowych polskich publikacji wciąż utrzymywana jest nieaktualna systematyka zarodnikowych roślin waskularnych, łącząca dwie odległe linie filogenetyczne Lycopodiopsida i Polypodiopsida w sztuczną jednostkę Pteridophyta, co odbiega od obecnego stanu wiedzy.

Aktualizacja nomenklatury na poziomie rodzajów odbyła się w latach 90. XX w. Od pierwszej checklisty (Mirek *et al.*, 1995) rodzaje lykopodiofitów wyróżniane są zgodnie z najnowszą wiedzą, rozbieżność pojawia się dopiero w ostatnim wydaniu (Mirek *et al.*, 2020), w którym nie jest uwzględniony wydzielony w 2003 r. rodzaj *Spinulum* (Tabela 3).

W przyjętym przez nas ujęciu wg PPG I (2016) lykopodioflora Polski jest klasyfikowana do trzech rzędów i siedmiu rodzajów (Lycopodiales: *Lycopodiella, Diphasiastrum, Lycopodium, Spinulum, Huperzia,* Selaginellales: *Selaginella*, Isoëtales: *Isoëtes*).

Zbiorcza nazwa pteridofity *Pteridophyta*, wywiedziona od grec. słowa *pteris* = paproć (obecnie nazwa jednego z rodzajów paproci cienkozarodniowych *Pteris* L. – orliczka), przez długi

Tabela 3. Rodzaje wydzielane w obrębie lykopodiofitów w kolejnych zestawieniach flory Polski

Autor	Publikacja	Rok ostatniego wydania	Rodzaj	Liczba gatunków i mieszańców
Marian Raciborski	Flora Polski	1919	*Lycopodium*	7
			Selaginella	2
			Isoëtes	2
Władysław Szafer, Stanisław Kulczyński, Bogusław Pawłowski	Rośliny Polskie	1988	*Lycopodium*	7
			Selaginella	2
			Isoëtes	2
Lucjan Rutkowski	Rośliny naczyniowe Polski niżowej	2022	*Huperzia*	1
			Lycopodiella	1
			Lycopodium	2
			Diphasiastrum	3
			Selaginella	2
			Isoëtes	2
Zbigniew Mirek, Halina Piękoś-Mirkowa, Adam Zając, Maria Zając	Rośliny naczyniowe Polski	2020	*Huperzia*	1
			Lycopodiella	1
			Lycopodium	2
			Diphasiastrum	6
			Selaginella	2
			Isoëtes	2
Prezentowane opracowanie			*Huperzia*	1
			Lycopodiella	1
			Lycopodium	2
			Spinulum	1
			Diphasiastrum	6
			Selaginella	2 (+ 4 obce)
			Isoëtes	2

czas była nazwą systematyczną i obejmowała widłaki, skrzypy i paprocie. Były one traktowane jako grupy blisko ze sobą spokrewnione ze względu na podobieństwo cyklu życiowego. Obecnie nazwa *pteridofity* lub polska nazwa *paprotniki* nie ma przypisywanej w przeszłości rangi taksonomicznej. Obejmowano nią daleko spokrewnione ze sobą linie filogenetyczne i nie powinna być używana jako termin naukowy. Można ją traktować jako nazwę zwyczajową, podobnie jak stosowana jest obecnie nazwa *glony*, także odnosząca się do polifiletycznej grupy organizmów spokrewnionych ze sobą w bardzo różnym stopniu, a kiedyś klasyfikowanych we wspólnej jednostce. Dla blisko ze sobą spokrewnionych linii skrzypów, psylotowych i paproci cienkozarodniowych poprawna i bardziej zgodna z obecną nomenklaturą jest nazwa *polypodiofity*. Dodatkowo w języku polskim nazwa *paprotniki* jest niejednoznaczna, bo odnosi się także do rodzaju *Polystichum* Roth – paprotnik. Dla widłaków proponujemy nazwę *lykopodiofity*, oddającą ich odrębność filogenetyczną oraz rangę tej linii rozwojowej.

Równie problematyczne jest stosowanie w znaczeniu systematycznym określenia *rośliny naczyniowe* łącznie w stosunku do lykopodiofitów, polypodiofitów i roślin nasiennych. Choć w założeniu nazwa ta miała oznaczać wszystkie rośliny posiadające system przewodzący (= waskularny), obecny stopień rozpoznania budowy anatomicznej i rozwoju tych grup roślin pokazuje, że jest to termin niejednoznaczny. Naczynia, czyli jeden z elementów systemu przewodzącego (ksylemu), są cechą charakterystyczną roślin okrytozalążkowych. U pozostałych grup typowym elementem przewodzącym ksylemu są cewki, choć obecność elementów naczyń jest sugerowana i dyskutowana np. u *Selaginella*. Dla uniknięcia niejednoznaczności w całym opracowaniu używamy określenia *rośliny waskularne*.

1.2. Morfologia, anatomia i rozwój lykopodiofitów

Edyta M. Gola, Mateusz Bartz, Elżbieta Myśkow

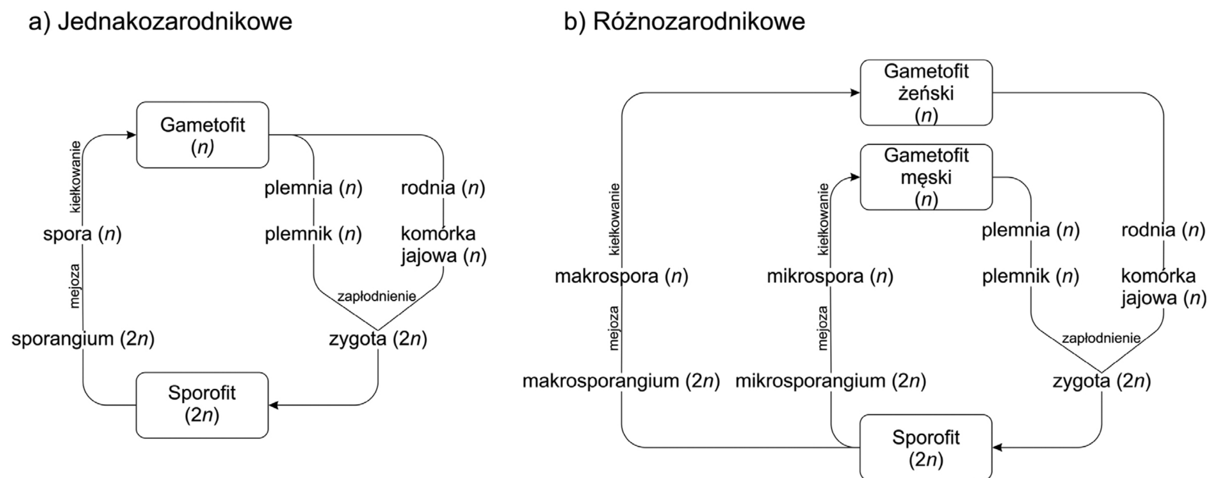
Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Biologii Rozwoju Roślin

Lykopodiofity są starą filogenetycznie grupą roślin waskularnych, współcześnie reprezentowaną przez trzy rzędy: Lycopodiales, Selaginellales i Isoëtales. Ze względu na wczesne oddzielenie się Lycopodiopsida prezentują kombinację cech ancestralnych i wyspecjalizowanych, a jako grupa siostrzana w stosunku do pozostałych roślin waskularnych także cechy, które są najprawdopodobniej przejawem ewolucji konwergentnej. Z tego też względu lykopodiofity odznaczają się obecnością cech niespotykanych w innych grupach roślin.

Lykopodiofity charakteryzuje wyraźnie heteromorficzna przemiana pokoleń zarówno u widłaków jednakozarodnikowych (Lycopodiales), jak i różnozarodnikowych (Isoëtales, Selaginellales). Zachowany jest u nich cykl życiowy z występującymi dwoma niezależnymi pokoleniami, różniącymi się poziomem ploidalności i sposobem rozmnażania: diploidalnym sporofitem (2n) oraz haploidalnym gametofitem (n). Sporofit jest pokoleniem dominującym, bardziej plastycznym i dłużej żyjącym niż gametofit, osiąga także większe rozmiary. Rozmnaża się bezpłciowo, wytwarzając zarodnie, w których na drodze podziału mejotycznego dochodzi do wykształcenia haploidalnych zarodników (spor). Zarodniki dają początek pokoleniu rozmnażającemu się płciowo, czyli gametofitowi, na którym wykształcają się gametangia: żeńskie rodnie (archegonia), z pojedynczą komórką jajową, oraz męskie plemnie (anteridia), wytwarzające mobilne plemniki (spermatozoidy), zaopatrzone w wici. Do zapłodnienia niezbędna jest obecność wody, która umożliwia aktywnie poruszającym się plemnikom przedostanie się do komórki jajowej. Może być to woda opadowa, osadowa (rosa, mgła) lub obecna w glebie woda kapilarna. Dodatkowo plemniki są przyciągane w kierunku komórki jajowej przez substancje chemiczne wydzielane przez rodnię (chemotaksja dodatnia; Webster, 1992). Po zapłodnieniu z zygoty rozwija się nowy sporofit, zamykając cykl życiowy (Ryc. 1.3). Niewielkie i lekkie zarodniki mogą być transportowane na znaczne odległości, dalej niż rozmnóżki i inne struktury związane z rozmnażaniem wegetatywnym, a wykształcanie obupłciowych gametofitów (u widłaków jednakozarodnikowych) umożliwia rozwój całej populacji nawet z jednego zarodnika, także w izolowanych, odległych lokalizacjach. Z drugiej strony uzależnienie od obecności wody, zarówno rozwoju gametofitów, jak i skuteczności zapłodnienia, stanowi czynnik ograniczający generatywne rozprzestrzenianie się widłaków w znacznej części siedlisk.

Gola, E. M., Bartz, M., & Myśkow, M. (2023). 1.2. Morfologia, anatomia i rozwój lykopodiofitów. W: E. Szczęśniak, E. M. Gola, & E. Zenkteler (Red.) (2023). Lykopodiofity Polski – Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales. *Monographiae Botanicae*, 110, 27–48, Polish Botanical Society. https://doi.org/10.5586/978-83-963503-9-8

U lykopodiofitów wyróżnia się dwa typy przemiany pokoleń związane z rodzajem produkowanych zarodników, a w konsekwencji rozwijających się z nich gametofitów. U przedstawicieli widłaków jednakozarodnikowych (rząd Lycopodiales) zarodniki są morfologicznie do siebie podobne (homosporia), a powstające z nich wolno żyjące gametofity są zwykle obupłciowe (Ryc. 1.3a). Drugą grupę stanowią tzw. widłaki różnozarodnikowe (rzędy Isoëtales i Selaginellales), u których występuje zjawisko heterosporii. Oznacza to, że zarodniki są zróżnicowane morfologicznie i funkcjonalnie na mikrospory, dające początek gametofitom męskim i znacznie większe makrospory (ang. *megaspore*), z których rozwijają się gametofity żeńskie (Ryc. 1.3b).



Ryc. 1.3. Schemat cyklu życiowego widłaków: a – jednakozarodnikowych oraz b – różnozarodnikowych (Rys. Mateusz Bartz)

Zarówno gametofity męskie, jak i żeńskie są silnie zredukowane, a ich rozwój odbywa się wewnątrz ściany zarodnika (endosporia), całkowicie (gametofity męskie) lub częściowo (gametofity żeńskie). Wyraźne różnice między obydwoma pokoleniami zaznaczają się już w zapisie kopalnym. Uważa się, że redukcja gametofitu była jedną z ewolucyjnie osiągniętych cech adaptatywnych, związanych z ograniczoną dostępnością wody w środowisku lądowym (Petersen & Burd, 2018). W sporadycznych przypadkach makrospora wraz z wykształconym gametofitem pozostaje w makrosporangium na roślinie macierzystej nawet po zapłodnieniu i jest uwalniana we wczesnej fazie rozwoju sporofitu. Zjawisko to było opisane np. u *Selaginella apoda* (L.) C. Morren i *S. rupestris* (L.) Spring już w 1901 r. (Lyon, 1901).

Sporofit, który podobnie jak u innych roślin waskularnych jest zróżnicowany na system pędowy i korzeniowy, rozgałęzia się w sposób specyficzny, na drodze dichotomii. Dichotomia jest definiowana jako podział macierzystej osi (wierzchołka) na dwie niezależnie się rozwijające, autonomiczne osie potomne. Proces ten wymaga przebudowy rosnącego i aktywnego organogenicznie wierzchołka. Rozgałęzienie może być izodichotomiczne (izotomiczne), gdy obie osie potomne mają podobną wielkość w momencie rozgałęzienia i rozwijają się w podobnym tempie, choć mogą pełnić odmienne funkcje. Może również występować rozgałęzienie anizodichotomiczne (anizotomiczne), gdy jedna z powstających w wyniku podziału osi jest wyraźnie większa od drugiej i zwykle przewyższa ją w trakcie wzrostu (Evert, 2006; Gola, 2014; Imaichi, 2008; Kato & Imaichi, 1997; Troll, 1937, 1948). Jeżeli rozgałęzienia anizotomiczne zachodzą w jednej płaszczyźnie i mniejsze odgałęzienie jest regularnie tworzone naprzemiennie po prawej i lewej stronie, cały pęd ma pokrój zygzakowaty (wzrost dichopodialny). Istotna jest płaszczyzna, w jakiej zachodzą kolejne podziały dichotomiczne: mogą następować w jednej płaszczyźnie (ang. *flabellate dichotomy*), być naprzemiennie prostopadłe względem siebie (ang. *cruciate dichotomy*) lub też płaszczyzny kolejnych podziałów mogą

być przesunięte o pewien kąt. Tworzony w ten sposób system regularnych rozgałęzień ma znaczenie zwłaszcza w identyfikacji gatunków z rzędu Lycopodiales (Øllgaard, 1990), a także Selaginellales.

Inną specyficzną cechą lykopodiofitów, niespotykaną w żadnej innej ze współcześnie występujących grup roślin, jest obecność mikrofili (ang. *microphyll*), czyli liści o odrębnym pochodzeniu ewolucyjno-rozwojowym w stosunku do fyllidów mszaków (ang. *phyllid*) oraz makrofili (ang. *megaphyll*), występujących u wszystkich pozostałych grup roślin waskularnych (Beerling & Fleming, 2007; Kenrick & Crane, 1997a, 1997b; Tomescu, 2009, 2011). Mikrofile są zwykle niewielkie, wydłużone, szydlaste lub trójkątnojajowate, z pojedynczą, nierozgałęzioną wiązką waskularną (tzw. ślad mikrofilowy). Co istotne, ślad mikrofilowy odchodząc od centralnego systemu waskularnego łodygi (steli) nie pozostawia parenchymatycznej luki liściowej. Jest to cecha pozwalająca na odróżnienie mikrofili od makrofili, które mogą być silnie zredukowane, łuskowate i przypominać mikrofile kształtem i wielkością. U nasady mikrofili może występować kilkukomórkowa błoniasta struktura, tzw. języczek (ligula), którego funkcja nie do końca jest jasna, choć sugeruje się, że ma on znaczenie w trakcie rozwoju mikrofili i/lub sporangiów. Ligula występuje tylko w rzędach Isoëtales i Selaginellales.

Mikrofile mogą być dimorficzne. Mogą być zróżnicowane pod względem funkcji: wyróżnia się trofofile, czyli mikrofile wegetatywne, prowadzące fotosyntezę, oraz sporofile, czyli mikrofile, na których powierzchni doosiowej lub w pachwinach wykształcane są zarodnie. Wszystkie występujące na pędzie trofofile mogą być podobne do siebie (homofilia) lub różnić się kształtem w zależności od położenia na łodydze (heterofilia). Trofofile mogą też różnić się wielkością, zwłaszcza gdy występują w parach na pędach o grzbietobrzusznej symetrii (anizofilia), lub być podobnej wielkości (izofilia).

Zarodnie powstają po stronie doosiowej sporofili. Są typu eusporangium (grubozarodniowe), co oznacza, że powstają zwykle z kilku (1–3 u *Lycopodium* i *Selaginella*, 4–5 u *Isoëtes*) powierzchniowych komórek inicjalnych (macierzystych) i że ściana zarodni, przynajmniej przed uzyskaniem całkowitej dojrzałości przez zarodnię, jest kilkuwarstwowa. Powierzchniowo zlokalizowane komórki inicjalne zarodni dzielą się równolegle do powierzchni (peryklinalnie). Dalsze podziały tak powstałych komórek potomnych decydują o wytworzeniu odrębnych części zarodni: komórki znajdujące się od strony zewnętrznej wytwarzają ścianę zarodni (tzw. komórki ścienne, ang. *parietal cells, jacket cells*), natomiast komórki od strony wewnętrznej tworzą tkankę sporogenną – los tych komórek jest zdeterminowany albo bezpośrednio po pierwszym podziale komórki macierzystej, albo po kilku podziałach peryklinalnych, zawsze są to jednak najbardziej wewnętrznie położone komórki. Ponadto warstwa zewnętrzna przyszłej tkanki sporogennej może wytwarzać tzw. tapetum, czyli warstwę otaczającą sporocyty (komórki, w których nastąpi mejoza), pełniącą funkcje ochronne i odżywcze (Evert, 2006; Gifford & Foster, 1989). W trakcie rozwoju ściana zarodni zbudowana jest zwykle z 2–3 warstw komórek, od wewnątrz wyścielonych przez tapetum; w dojrzałych zarodniach warstwy ulegają rozciągnięciu i sprasowaniu, a ściana traci warstwowy charakter (staje się pozornie jednowarstwowa). Powstające zarodniki mają różne kształty i urzeźbienie powierzchni egzyny, wykorzystywane często jako cecha diagnostyczna (np. u *Isoëtes*). Zarodniki w zależności od sposobu podziału mejocytu mają różne ułożenie w tetradzie. Gdy wszystkie zarodniki w tetradzie kontaktują się ze sobą, powstają zarodniki tetraedryczne, wykształcające trójdzielny szew (zarodniki typu *trilete*), charakterystyczne dla większości lykopodiofitów. Jeśli płaszczyzny podziału są prostopadłe względem siebie, powstające zarodniki kontaktują się tylko z dwoma w tetradzie i w efekcie są bardziej wydłużone i wykształcają pojedynczy szew (zarodniki typu *monolete*). Podczas kiełkowania zarodniki pękają wzdłuż szwów.

System waskularny u lykopodiofitów jest wykształcony w postaci protosteli o stopniu komplikacji struktury zależnym od złożoności systemu pędowego, wielkości rośliny i wielkości samego pędu. W związku z tym występuje u nich zarówno typowa protostela, tworzona przez leżący centralnie cylinder ksylemu otoczony pierścieniem floemu, jak i różne jej modyfikacje:

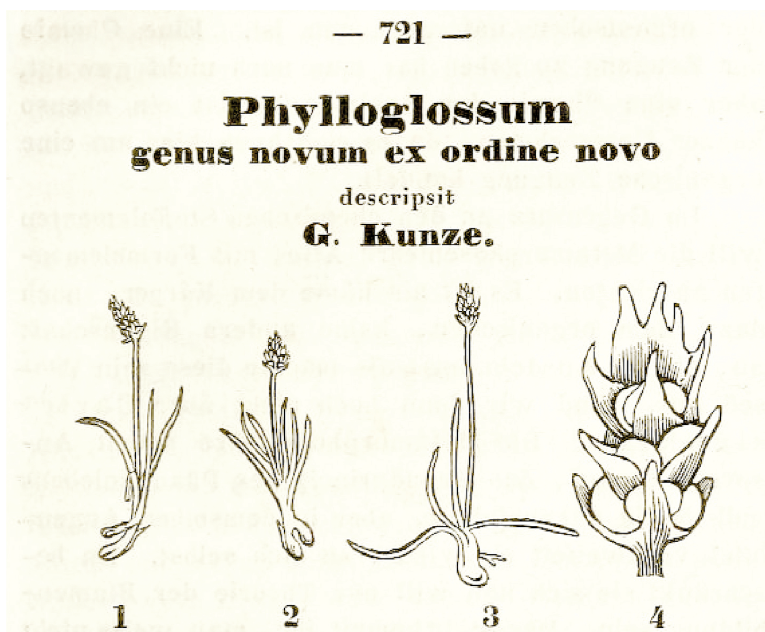
- aktynostela o gwiaździstym zarysie ksylemu na przekroju poprzecznym i wgłębieniach wypełnionych floemem;
- plektostela z ksylemem porozcinanym na wyraźne, odrębne pasma poprzedzielane floemem;

- aktyno-plektostela – forma pośrednia między opisanymi wyżej stelami;
- syfonostela (ektofloiczna) z ciągłymi pierścieniami ksylemu i floemu, otaczającymi miękiszowy rdzeń. Szczególnym przypadkiem jest syfonostela amfifloiczna, w której wykształca się dodatkowy pierścień floemu po stronie wewnętrznej ksylemu.

Ksylem jest egzarchiczny, co oznacza, że protoksylem powstaje na zewnętrznej powierzchni steli, a kolejne elementy różnicują się w kierunku dośrodkowym (centrypetalnym) (Beck *et al.*, 1982; Gifford & Foster, 1989; Ogura, 1972).

Rząd Lycopodiales

Rząd Lycopodiales obejmuje taksony o zróżnicowanej morfologii i odmiennych formach życiowych. W obrębie rzędu występują rośliny o krótkich, sztywnych, wznoszących się pędach lub długich, płożących pędach plagiotropowych, z krótszymi odcinkami ortotropowymi. Taki pokrój preferowany jest w chłodniejszym i umiarkowanym klimacie. Formy płożące w niezakłóconych warunkach mogą tworzyć klony o wielometrowej średnicy, w których wzrost odbywa się na obwodzie koła. Najstarsze takie kręgi, które powstały w wyniku wzrostu pojedynczego osobnika, datowane są na 80–100 lat (Wittig *et al.*, 2007), a nawet na 250 (*Spinulum annotinum* (L.) A. HAINES) i 850 lat (*Diphasiastrum complanatum* (L.) HOLUB; Oinonen, 1968). W strefie subtropikalnej i tropikalnej często występują także formy epifityczne. Obserwowana dywersyfikacja pokroju widłaków jednakozarodnikowych jest wyrazem adaptacji do zróżnicowanych siedlisk i skutkuje modyfikacjami struktury wewnętrznej. Za formę ancestralną tej grupy widłaków uważa się rośliny o płożącym pokroju i naziemnym wzroście, natomiast powstawanie form epifitycznych (np. gatunki z rodzaju *Phlegmariurus* (HERTER) HOLUB), uwstecznienie systemu pędowego do pojedynczych osi (w rodzaju *Phylloglossum* KUNZE) lub przystosowania do siedlisk okresowo zalewanych lub podmokłych (np. w rodzaju *Lycopodiella* HOLUB) są przejawem ewolucyjnej specjalizacji (Wagner & Beitel, 1992).



Ryc. 1.4. *Phylloglossum drummondii* KUNZE, oryginalny rysunek z diagnozy taksonomicznej gatunku Gustava Kunzego, Botanische Zeitung, 1843, str. 722 (Biodiversity Heritage Library, https://www.biodiversitylibrary.org/)

Odmienny, specyficzny pokrój i wzrost charakteryzuje monotypowy rodzaj *Phylloglossum* z obszaru Nowej Zelandii i Australii (Ryc. 1.4). Jedyny gatunek w tym rodzaju, *P. drummondii* KUNZE, jest niewielką rośliną (do 5 cm wys.) o wyprostowanym pokroju, z szydlastymi mikrofilami zebranymi w rozetę u podstawy łodygi i kłosie zarodnionośnym osadzonym na nagiej szypule. W trakcie wzrostu u podstawy pędu powstaje pozornie boczna oś, która rośnie w kierunku podłoża i której część szczytowa wytwarza bulwiaste zgrubienie. Wytworzona bulwa umożliwia przetrwanie rośliny okresu suszy i pożarów, kiedy pozostała, nadziemna część obumiera. Uważa się, że modyfikacje morfologiczne i rozwojowe u tego gatunku są wyrazem daleko idącej specjalizacji i adaptacji do specyficznych warunków życia (Gifford & Foster, 1989).

Cechą charakterystyczną widłaków jest dichotomiczne rozgałęzianie pędów i korzeni, a czasem także strobili. Korzenie rozgałęziają się izodichotomicznie i tworzą mniej lub bardziej regularny system korzeniowy. Powstają endogennie w perycyklu, u gatunków płożących w części łodygi zwróconej do podłoża (Ito *et al.*, 2022; Voronina, 1981), natomiast u form o pokroju wyprostowanym inicjowane są poniżej wierzchołka, rosną wzdłuż steli wewnątrz pędu aż do jego podstawy, gdzie przebijają korę pierwotną i wyrastają na zewnątrz (*Huperzia*).

W pędach występuje zarówno izotomia (np. w rodzaju *Huperzia* Bernh.), jak i anizotomia (np. *Lycopodium* L.). U gatunków, u których występuje wyraźne zróżnicowanie na pędy płożące (plagiotropowe) i odchodzące od nich krótsze pędy wznoszące się (ortotropowe), te ostatnie często rozgałęziają się anizotomicznie, tworząc system pędów o ograniczonym wzroście. Cały pęd, zarówno w części plagiotropowej, jak i ortotropowej, może mieć wtedy zygzakowaty pokrój, jeśli drobniejsze pędy, powstałe w wyniku anizotomii, tworzą się naprzemiennie po obu stronach osi (rozgałęzienie dichopodialne; Gifford & Foster, 1989; Imaichi, 2008; Øllgaard, 1979, 1990; Troll, 1937, 1948).

Pędy widłaków mają symetrię radialną lub są grzbietobrzusznie spłaszczone. Zróżnicowanie symetrii może dotyczyć także jednego osobnika, np. pędów plagio- i ortotropowych. Na powierzchni łodygi występują liczne, drobne mikrofile, posiadające pojedynczą wiązkę przewodzącą lecz – w odróżnieniu od widliczek i poryblinów – pozbawione liguli. Zarówno morfologia, jak i struktura wewnętrzna mikrofili jest dość zmienna w zależności od gatunku. Mikrofile mogą być stosunkowo niewielkie, poniżej 1 cm dł. lub stosunkowo długie, osiągające 2–3 cm, szydlaste, wydłużone i równowąskie do jajowatych, czasem wyciągnięte w długi hialinowy włos (np. *Lycopodium clavatum* L., *L. vestitum* Desv. ex Poir.) lub o nasadzie zbiegającej wzdłuż łodygi. U większości gatunków są całobrzegie, ale mogą być piłkowane lub odlegle ząbkowane (Chu, 1974). U gatunków epifitycznych, u których mikrofile inicjowane są w parach, częsta jest anizofilia – większe mikrofile są odstające i ustawione bocznie na pędzie, natomiast mikrofile brzuszne i grzbietowe są mniejsze, spłaszczone i przylegają do powierzchni łodygi. Anizofilia często też charakteryzuje dojrzałe pędy o grzbietobrzusznej symetrii, choć w pędach młodocianych (juwenilnych) tego samego gatunku, a nawet osobnika, może występować izofilia (np. *Diphasiastrum sitchense* (Rupr.) Holub; Wagner & Beitel, 1992). Dodatkowo kształt i wielkość mikrofili mogą być odmienne na pędzie w strefie poniżej kłosa zarodnionośnego i na szypułach strobili, gdzie mikrofile morfologicznie mogą mieć charakter przejściowy do sporofili lub ulegać redukcji do niewielkich, łuskowatych mikrofili (heterofilia). Zwykle mikrofile ułożone są na powierzchni pędu zgodnie z filotaksją spiralną (helikalną) lub okółkową, a w pędach charakteryzujących się grzbietobrzuszną symetrią i anizofilią występuje zwykle modyfikowany układ okółkowy – nakrzyżległy (np. pędy ortotropowe *Diphasiastrum* Holub) (Church, 1904; Gola, 1996; Gola *et al.*, 2007; Gola & Banasiak, 2016; Stevenson, 1976; Yin & Meicenheimer, 2017).

Szczegółowe badania filotaksji mikrofilowej *Spinulum annotinum* i *Lycopodium clavatum* wykazały, że oba gatunki charakteryzuje bardzo duża różnorodność i zmienność ontogenetyczna wzorów (stwierdzono ich aż 29!). Równie często pojawiają się u nich wzory okółkowe, jak i helikalne (Gola, 1996), podczas gdy u większości roślin waskularnych występuje przeważnie tylko jeden dominujący typ ulistnienia. Ponadto wzory występujące u tych widłaków są rzadko spotykane u innych roślin i tylko sporadycznie układ mikrofili odpowiada najczęstszym w świecie roślin wzorom Fibonacciego czy Lucasa. Taka różnorodność wzorów występuje także u innych analizowanych pod kątem filotaksji gatunków o symetrii radialnej, np. *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & Mart. i *H. lucidula* (Michx.) Trevis. (Church, 1904; Stevenson, 1976), a także dla gatunku o grzbietobrzusznej symetrii *Diphasiastrum digitatum* (Dill. ex A.Braun) Holub (Yin & Meicenheimer, 2017).

Sporofile mogą być rozmieszczone wzdłuż łodygi w strefach naprzemiennie z trofofilami (rodzaj *Huperzia*) lub być skupione w szczytowym odcinku pędu, tworząc siedzący lub osadzony na szypule kłos zarodnionośny (strobila). Kłos zarodnionośny może mieć różną formę: być wyprostowany lub zwisający, siedzący lub na szypułach, które dodatkowo mogą być dichotomicznie rozgałęzione (Øllgaard, 1987, 1990). Dodatkowo zarówno w strobili, jak i w sporofilach

mogą występować kanały śluzowe, których rozmieszczenie ma znaczenie taksonomiczne (Bruce, 1976a; Wagner & Beitel, 1992).



Powstawanie kłosów zarodnionośnych zwykle kończy funkcjonowanie danego wierzchołka pędu. Sporadycznie u *Spinulum annotinum* szczytowa część strobili wznawia wzrost wierzchołka i w efekcie tworzy odmienną strukturę kłosa. Badania z wykorzystaniem genów markerowych tkanki sporogennej (*LAMB1*) oraz wegetatywnej (*LAMB2*; Svensson *et al.*, 2000; Svensson & Engström, 2002) udowodniły na poziomie genetycznym, że jest to przykład zjawiska rewersji (Gola *et al.*, 2015), czyli przywrócenia wzrostu wegetatywnego pędu. Zjawisko to jest dość dobrze poznane dla roślin nasiennych, podawane jest także dla *Selaginella* i zostało zilustrowane u *Equisetum telmateia* Ehrh. (Wróbel, 2003), natomiast o występowaniu rewersji u widłaków mogły do tej pory świadczyć jedynie opisy morfologiczne (np. Milde, 1858; Ryc. 1.5).

Ryc. 1.5. Rewertowane kłosy zarodnionośne *Spinulum annotinum* (L.) A. Haines
a – rycina z opracowania Mildego (1858), b – zdjęcie kłosa, Wygoda Turkowska k. Sycowa, 09.2014, fot. Edyta Gola

Morfologia sporofili ma znaczenie taksonomiczne. W rodzaju *Huperzia* i licznych gatunkach rodzaju *Phlegmariurus* sporofile są podobne do trofofili, trwałe, zielone i po otworzeniu zarodni kontynuują funkcjonowanie jako mikrofile wegetatywne, prowadzące fotosyntezę. Taka struktura sporofili jest najprawdopodobniej cechą ancestralną. Natomiast u pozostałych taksonów sporofile są odmienne od trofofili pod względem kształtu, wielkości i koloru, choć mogą wykazywać też cechy pośrednie. Są trójkątnojajowate, z zaostrzonym końcem, początkowo zielone i fotosyntetyzujące, potem żółtawe, często z błoniastym, białawym obrzeżeniem. Mogą również wytwarzać specjalne struktury związane z ochroną zarodni lub ułatwiające rozprzestrzenianie zarodników. Zwykle są nietrwałe i zamierają po dojrzeniu zarodni (Øllgaard, 1985, 1987, 1990; Wagner & Beitel, 1992).

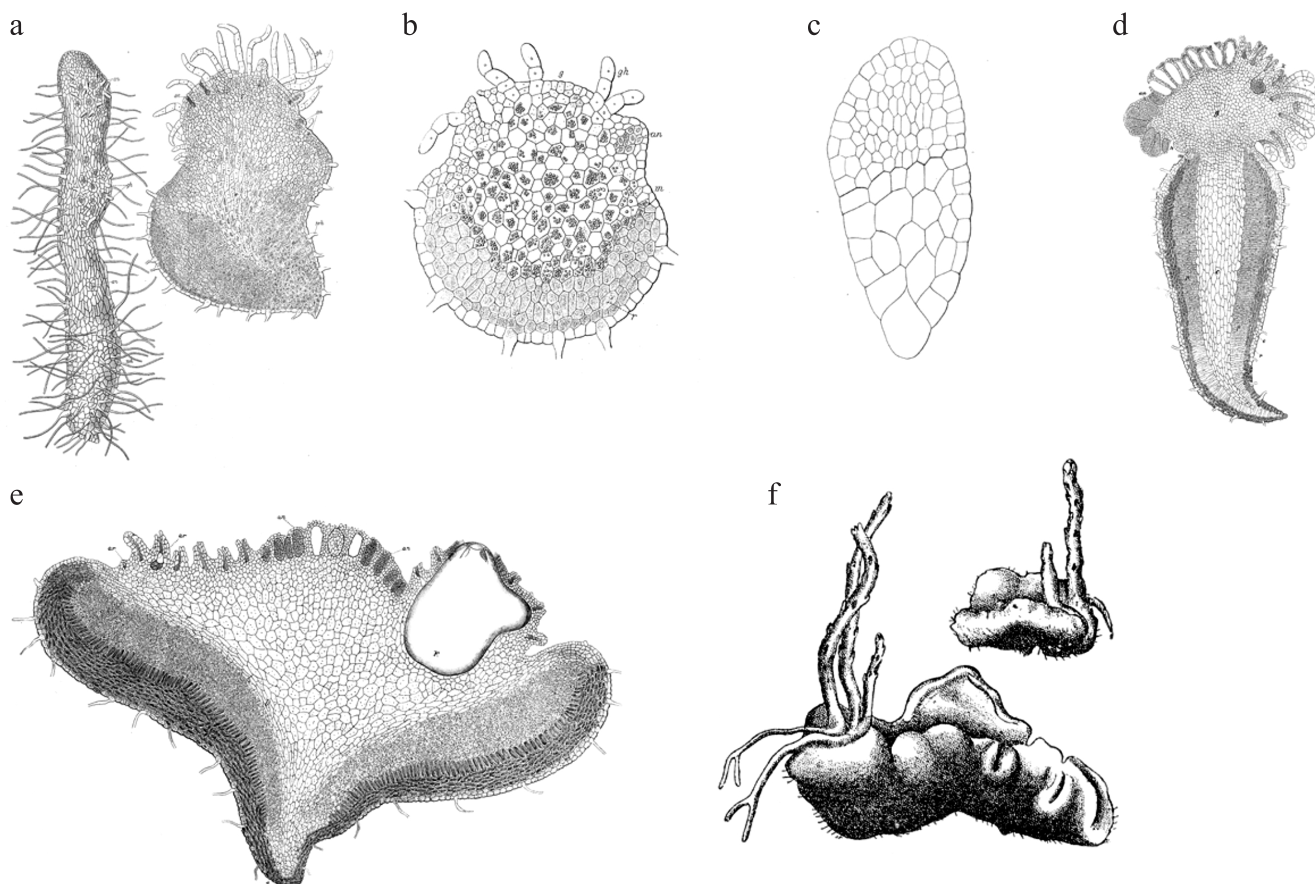
Zarodnie (sporangia) tworzą się pojedynczo w pachwinie sporofila lub na jego doosiowej stronie i osadzone są zwykle na krótkim trzonku. Tylko w rodzaju *Palhinhaea* zarodnie nie są wolno stojące, a znajdują się w zagłębieniach sporofili (Wagner & Beitel, 1992). Zarodnie są jednokomorowe, mają kształt nerkowaty do owalnego, są żółtawe do pomarańczowych. Otwierają się podłużnie wzdłuż cienkościennych komórek stomium, dzielących zarodnię na dwie równe (*Huperzia, Lycopodium*) lub nierówne (*Lycopodiella, Palhinhaea*) części. Są to zarodnie typu eusporangium. Warstwa wewnętrzna ściany zarodni funkcjonuje jako tapetum, które dostarcza substancji do rozwoju komórek macierzystych zarodników, a także uczestniczy w tworzeniu ściany dojrzałego zarodnika. Kształt komórek epidermalnych ściany zarodni, zgrubienia ścian komórkowych, a także stopień ich lignifikacji mają znaczenie taksonomiczne (Øllgaard, 1975; Wagner & Beitel, 1992).

Równocześnie z rozwojem ściany sporangium znajdująca się wewnątrz zarodni tkanka sporogenna ulega intensywnej proliferacji, tworząc komórki macierzyste zarodników (sporocyty).

Powstała w wyniku mejozy tetrada zarodników nie rozpada się od razu, każdy z zarodników pozostaje w kontakcie z trzema pozostałymi. Po rozpadzie tetrady zarodniki zachowują piramidalny (tetraedryczny) kształt z nieco cieńszymi ścianami w miejscu, gdzie kontaktowały się z pozostałymi sporami w tetradzie. Dojrzałe zarodniki są morfologicznie i funkcjonalnie do siebie podobne (widłaki jednakozarodnikowe), bezchlorofilowe, sferyczne do tetraedrycznych, z trójdzielnym szwem (*trilete*). Mają dobrze wykształconą ścianę, o powierzchni w miarę gładkiej lub ze zróżnicowaną ornamentacją, tworzoną podczas depozycji egzyny. Morfologia zarodników jest jedną z cech wykorzystywanych w klasyfikacji widłaków jednakozarodnikowych (Øllgaard, 1987, 1990; Wilce, 1965, 1972). W większości zbadanych rodzajów ściany zarodników są bardzo odporne na czynniki zewnętrzne i trudno ulegają degradacji, co powoduje, że dopiero po długim czasie, często po kilkunastu latach, kiełkują i rozwijają się w wolno rosnące, podziemne, mykoheterotroficzne gametofity. Natomiast u *Lycopodiella* zarodniki mogą kiełkować bezpośrednio po uwolnieniu z zarodni i tworzą naziemne, zielone, owalne do cylindrycznych gametofity (Bruchmann, 1885, 1898, 1908, 1910; Foster & Gifford, 1974). W warunkach eksperymentalnych kiełkowanie u niektórych gatunków można przyspieszyć przez mechaniczne, chemiczne lub enzymatyczne uszkodzenie ściany zarodnika (Freeberg, 1962; Freeberg & Wetmore, 1957; Whittier, 1977, 1981, 1998; Whittier & Webster, 1986).

Gametofity są jednopienne, bulwiaste lub cylindryczne, z promieniową lub bilateralną symetrią, podziemne są pozbawione chlorofilu, długo żyjące, mykoheterotroficzne i całkowicie zależne od grzybów mikoryzowych (np. *Lycopodium*), podczas gdy gametofity występujące na powierzchni ziemi są zielone, szybko rozwijające się i częściowo tylko zależne od mikoryzy (np. *Lycopodiella*). Mogą też występować formy pośrednie, np. w rodzaju *Huperzia*. W warunkach naturalnych są rzadko obserwowane, zwykle w zbiorowiskach zniekształconych lub z roślinnością pionierską (Eames, 1942; Spessard, 1917; Stokey, 1924; Rimgailė-Voicik & Naujalis, 2022). Mogą ulegać hybrydyzacji. Płodne hybrydy, zdolne do przeprowadzania normalnej mejozy i produkowania żywotnych zarodników, występują m.in. w rodzajach *Lycopodium* s.str., *Diphasiastrum* i *Lycopodiella*. Nieregularna mejoza, z utratą zdolności do parowania chromosomów, pojawia się wraz z akumulacją niekompatybilności genetycznej (Øllgaard, 1985; Wagner, 1992; Wagner *et al.*, 1985).

Opisy struktury gametofitów widłaków jednakozarodnikowych pochodzą głównie z przełomu XIX i XX w. (Bruchmann, 1885, 1898, 1908, 1910; Lang, 1899) i uzupełnione są dzięki pracom dotyczącym rozwoju gametofitów w warunkach *in vitro* (Bruce, 1976b, 1976c; Freeberg, 1962; Whittier, 1977, 1981, 1989; Whittier & Štorchová, 2007; Whittier & Webster, 1986). W pracach tych wyróżniono pięć podstawowych morfologicznych typów gametofitów, których nazwy pochodzą od gatunku, dla którego zostały opisane po raz pierwszy (*clavatum, complanatum, selago, inundatum, phlegmaria*; Ryc. 1.6). Pod względem rozwoju reprezentują one dwa odmienne wzory. Pierwszy z nich prezentują gametofity rozwijające się na powierzchni podłoża (np. *Lycopodiella inundata* (L.) Holub*, L. alopecuroides* (L.) Cranfill, *Palhinhaea cernua* (L.) Vasc. & Franco*, Pseudodiphasium volubile* (G. Forst.) Holub), u których wyróżnić można dwie części: nadziemną tarczkowatą lub dyskowatą, czasem dodatkowo z wznoszącymi się płatami, zdolną do fotosyntezy, oraz wydłużoną, bezzieleniową część podziemną. Całe gametofity mają do 3 mm dł., są jajowate lub cylindryczne. Ryzoidy rozwijają się na biegunie bazalnym, bezzieleniowym. Gametangia tworzą się u podstawy wznoszących się płatów części fotosyntetyzującej. Cały rozwój od wykiełkowania zarodnika do osiągnięcia dojrzałości (wykształcenia gametangiów) trwa od ośmiu miesięcy do roku (Eames, 1942). Drugą grupę stanowią gametofity całkowicie podziemne, pozbawione chlorofilu, o wrzecionowatym kształcie (porównywanym do korzenia marchwi lub buraka) i tarczkowatej części szczytowej (np. *D. complanatum*). Gametofity podziemne mogą też być bardziej dyskowate (miseczkowate) o zawiniętym brzegu (np. *L. clavatum*), u gatunków epifitycznych mniejsze, cylindryczne i rozgałęzione (Ryc. 1.6). Rozwój podziemnych gametofitów jest znacznie wolniejszy: od kiełkującego w ciemności zarodnika do zapłodnienia i wzrostu nowego sporofitu może minąć kilka do kilkunastu lat. Sam rozwój obupłciowego gametofitu trwa często od pięciu do kilkunastu lat (Eames, 1942). Rozwój gametofitów podziemnych i naziemnych związany jest z obecnością endofitycznych grzybów, które tworzą wyraźną warstwę w obrębie przedrośla (Pressel *et al.*, 2016, Rimington *et al.*, 2020). Jeśli we wczesnej fazie rozwoju gametofitów podziemnych nie



Ryc. 1.6. Pokrój gametofitów. a, b – *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & Mart., c – *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, d – *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, e – *Lycopodium clavatum* L., f – gametofity z rozwijającymi się sporofitami, na górze *L. clavatum,* na dole *Spinulum annotinum* (L.) A. Haines. Według Bruchmann, 1898, zmodyfikowane

dojdzie do mikoryzy, ich wzrost zostaje zatrzymany, a całe przedrośle zamiera (Bruchmann, 1910).

Pierwszy podział spory jest asymetryczny i prowadzi do powstania mniejszej komórki ryzoidalnej oraz większej komórki, która dzieli się dalej, dając komórkę bazalną, infekowaną przez grzyby endofityczne, oraz komórkę apikalną. W rozwijających się przedroślach komórka apikalna jest zastępowana przez wielokomórkowy merystem. Tworzy się on zazwyczaj w pozycji terminalnej lub centralnej, natomiast u *Lycopodium clavatum* i *Diphasiastrum* spp. funkcjonujący merystem występuje jako subterminalny pierścień. Poniżej merystemu, w części brzusznej gametofitu występują ryzoidy. Gametofity widłaków jednakozarodnikowych są obupłciowe. W części szczytowej merystem wytwarza dyskowatą czapeczkę, w której rozwijają się gametangia. U gatunków o podziemnych gametofitach, gametangia są rozmieszczone w grupach: anteridia w części centralnej dyskowatej czapeczki, a archegonia w części peryferycznej. Natomiast u gatunków, których gametofity mają wyraźną część asymilacyjną, gametangia obu typów są równomiernie rozmieszczone na całej powierzchni części naziemnej. Dojrzałe gametofity podziemne (nieprowadzące fotosyntezy) mają różne odcienie od białawego, szarego do żółtawego i brązowawego.

Gametangia powstają z komórek powierzchniowych gametofitu. Dojrzałe anteridia i archegonia w znacznym stopniu zagłębione są w tkankach wegetatywnych, choć rodnie mają dość długą i wystającą szyjkę. Pomiędzy gametangiami mogą występować włoski lub parafizy (w rodzaju *Huperzia*), choć u większości gatunków powierzchnia gametofitu jest gładka. Plemniki są zwykle dwuwiciowe, długości 6–10 µm, nieco wrzecionowate, o dobrze poznanej ultrastrukturze (Maden *et al.*, 1996, 1997; Renzaglia *et al.*, 2000). Wyjątkiem jest *Phylloglossum drummondii*,

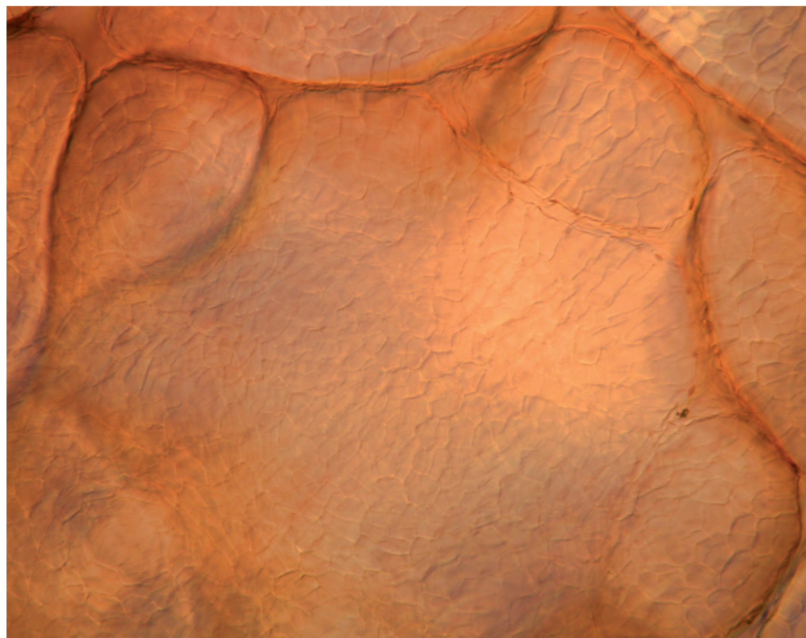
którego plemniki są większe, mające ok. 16 µm długości i zaopatrzone w ok. 20 szczytowo zlokalizowanych wici (Renzaglia & Whittier, 1993).

Po zapłodnieniu zygota dzieli się poprzecznie do podłużnej osi rodni, dając dwie komórki potomne. Komórka po stronie zewnętrznej (zwróconej do kanału szyjki) to tzw. suspensor (wieszadełko), który nie ulega dalszym podziałom. Natomiast wewnętrznie położona komórka zachowuje charakter merystematyczny i w wyniku podziałów tworzy komórki właściwego zarodka. W rozwijającym się zarodku można wyróżnić część centralną, która tworzy stopę, a część zewnętrzna różnicuje się w zawiązki korzenia zarodkowego, pierwszego mikrofila i wierzchołka pędu. Taki wzór rozwoju skutkuje wytworzeniem tzw. zarodka endoskopowego, czyli skierowanego do wnętrza rodni. Początkowo wierzchołek pędu skierowany jest w dół, ale rozrost skośnie względem niego położonej stopy powoduje zmianę ustawienia zarodka i ostatecznie młody sporofit rośnie ku górze i przerasta gametofit. Do momentu całkowitego usamodzielnienia rozwój młodego sporofitu zależny jest od substancji odżywczych pobieranych z gametofitu, prawdopodobnie przez stopę zarodka (Gifford & Foster, 1989). U niektórych gatunków widłaków, np. *Palhinhaea cernua* i *Phylloglossum drummondii*, różnicowanie zarodka może być opóźnione i związane z wykształceniem parenchymatycznej masy komórek, tzw. protokormu. W obrębie protokormu dochodzi do specyfikacji obszarów o charakterze merystematycznym i rozwoju zarodka.

Oprócz rozmnażania płciowego niektóre gatunki widłaków jednakozarodnikowych wykazują również zdolność do rozmnażania wegetatywnego. Szczególną cechą w rodzaju *Huperzia* jest zdolność do tworzenia rozmnóżek wegetatywnych (ang. *gemmae*). Są to wyspecjalizowane struktury o charakterze embrionalnych pędów. Łatwo odrywają się od rośliny macierzystej i szybko ukorzeniają, tworząc nowy sporofit. Rozmnóżki są inicjowane w miejscu mikrofili, z zachowaniem układu filotaktycznego, dlatego też – ze względu na ich rozmieszczenie na pędzie – były początkowo interpretowane jako modyfikacje lub homologi mikrofili. Jednakże dojrzała rozmnóżka jest strukturą złożoną, ma własny wierzchołek pędu, mikrofile i zawiązki korzeni, z tego też względu obecnie uważa się, że jest to skrajnie nierówne, zahamowane w rozwoju rozgałęzienie dichotomiczne, przystosowane do odłączenia i szybkiego rozprzestrzeniania się. Rozmnóżka jest osadzona na pędzie na specjalnym trzoneczku (ang. *gemmiphore*), który tworzy aparat umożliwiający jej wyrzucanie na odległość do 2 m od rośliny macierzystej. Odłączanie rozmnóżek jest możliwe dzięki wykształceniu specyficznej strefy odcinania pomiędzy trzonkiem rozmnóżki, na którym jest ona osadzona na pędzie, a samą rozmnóżką (Gilman & Testo, 2015; Smith, 1920; Stevenson, 1976; Wagner & Beitel, 1992; Wang *et al.*, 2011). Wytwarzanie rozmnóżek wegetatywnych w rodzaju *Huperzia* w procesie skrajnie nierównocennej dichotomii jest mechanizmem kompensującym długi cykl rozwojowy. Ponadto częstość tworzenia rozmnóżek jest zmienna w różnych populacjach *Huperzia*, co może wskazywać zarówno na rolę czynnika genetycznego, jak i udział czynników środowiskowych w regulacji tego procesu. Procesem ułatwiającym wegetatywne rozprzestrzenianie się widłaków jest również fragmentacja i ukorzenianie pędów plagiotropowych u płożących gatunków. U starszych, uszkodzonych lub eksperymentalnie traktowanych widłaków jednakozarodnikowych w nasadzie łodygi w wyniku regeneracji mogą także powstawać pędy przybyszowe (Williams, 1934). Jest to jednak zjawisko marginalne. W podrodzinie Lycopodielloideae częstym sposobem rozmnażania wegetatywnego jest tworzenie szczytowych pąków zimujących, które w kolejnym sezonie wznawiają wzrost całej rośliny (Gilman, 2004; Thomas, 1981).

Budowa wewnętrzna

Merystemy wierzchołkowe pędów u widłaków mogą być stosunkowo płaskie, z prosto wzniesionymi zawiązkami mikrofili, np. w rodzaju *Huperzia*, lub też stożkowate i wypukłe, m.in. w rodzajach *Diphasiastrum*, *Lycopodium* (Härtel, 1937; Stevenson, 1976; Vindt-Baulguerié, 1982). Na merystemie funkcjonuje grupa powierzchniowych komórek inicjalnych, wśród których nie wyróżnia się pojedynczej komórki apikalnej (Dolzblasz *et al.*, 2018; Evert, 2006; Freeberg & Wetmore, 1967; Gola & Jernstedt, 2011; Härtel, 1937; Stevenson, 1976; Ryc. 1.7).



Ryc. 1.7. Powierzchnia merystemu wierzchołkowego pędu *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & Mart., widok z góry. Fot. Edyta Gola

Komórki inicjalne nie różnią się morfologicznie od pozostałych komórek merystemu, choć możliwa jest ich pośrednia identyfikacja na podstawie położenia i aktywności podziałowej. Na podstawie analizy pakietów komórkowych o wspólnym pochodzeniu w merystemach *Huperzia lucidula* zidentyfikowano cztery funkcjonujące inicjały. Ich liczba wzrasta przed podziałem dichotomicznym wierzchołka, tworząc pulę komórek merystematycznych, z których powstaną merystemy obu potomnych osi pędu. Komórki inicjalne w merystemach widłaków mogą być także wymieniane w trakcie wzrostu pędu – jest to mechanizm umożliwiający ochronę niezmienionej informacji genetycznej w komórkach twórczych (Gola & Jernstedt, 2011).

Struktura merystemu wierzchołkowego korzenia u widłaków jest zróżnicowana. Zwykle występuje w nim, podobnie jak w pędzie, grupa komórek inicjalnych, które nie różnią się morfologicznie od pozostałych komórek merystemu. W korzeniach widłaków istnieje tendencja do tworzenia warstw komórek inicjalnych (Fujinami *et al.*, 2017, 2021): pojedyncza warstwa występuje w rodzajach *Lycopodium* i *Diphasiastrum*, natomiast u *Huperzia* i *Lycopodiella* powstają trzy warstwy komórek inicjalnych. W wyniku ich aktywności tworzą się odpowiednio: czapeczka korzeniowa i ryzoderma, kora pierwotna, a z trzeciej, najbardziej wewnętrznej warstwy inicjałów, powstaje stela (Fujinami *et al.*, 2017, 2021).

Na przekroju poprzecznym plan budowy pędu i korzenia obejmuje tkanki okrywające (epidermę w pędzie i ryzodermę w korzeniu), korę pierwotną i centralnie leżącą stelę z tkankami przewodzącymi. Zarys pędu może być nieco nieregularny ze względu na zbiegające wzdłuż łodygi nasady mikrofili. Epiderma pędu jest jednowarstwowa, o grubej ścianie zewnętrznej, pokryta kutikulą, a znajdująca się pod nią kora pierwotna może mieć różną grubość i zawierać różne typy tkanek. Zwykle można wyróżnić trzy warstwy kory. W zewnętrznej lub w zewnętrznej i wewnętrznej części może występować miękisz grubościenny lub komórki o sklerenchymatycznym charakterze (np. *Lycopodium*, *Lycopodiella*). Najszersza jest zwykle część środkowa, tworzona przez luźny, cienkościenny miękisz z licznymi przestworami międzykomórkowymi, zwłaszcza u gatunków siedlisk podmokłych. Rzadziej kora nie jest wyraźnie zróżnicowana i wtedy zbudowana jest z cienko- lub grubościennego miękiszu (np. *Huperzia*). Tkanka waskularna oddzielona jest od części korowej pędu przez warstwę endodermy oraz kilkuwarstwowy (2, 3–6 warstw) perycykl. We wczesnych fazach rozwoju endoderma charakteryzuje się obecnością pasemek Caspary'ego na ścianach radialnych. Stają się one mniej wyraźne wraz z wytwarzaniem zgrubiałej ściany endodermy, a endoderma staje się trudna do odróżnienia od grubościennego miękiszu kory. Perycykl jest widoczny na przekroju jako strefa cienkościennych, miękiszowych komórek. W dojrzałym pędzie przejście od endodermy do perycyklu jest gwałtowne, ze względu na różnice w grubości ścian komórkowych (Evert, 2006; Gifford & Foster, 1989; Ogura, 1972).

Na przekroju budowa korzenia jest nieco podobna do struktury pędu. Korzeń okrywa jednowarstwowa ryzoderma, której ściana zewnętrzna może być nieco grubsza. Kora pierwotna jest dość gruba, zbudowana z cienko- i/lub grubościennych komórek miękiszowych, rozmieszczonych w wyraźnych warstwach (np. cienkościenna warstwa zewnętrzna i silnie zlignifikowana, grubościenna warstwa wewnętrzna u *Lycopodium clavatum*). W części zewnętrznej kory mogą lokalnie tworzyć się komory powietrzne (Ogura, 1972). Korę korzenia mogą także penetrować strzępki grzybów mikoryzowych. Podobnie jak w pędzie, pomiędzy korą pierwotną korzenia

i stelą występuje warstwa cienkościennych komórek, słabo rozróżnialnych jako endoderma i perycykl (Evert, 2006; Gifford & Foster, 1989; Ogura, 1972). Endoderma nie zawsze ma wyraźnie wykształcone pasemka Caspary'ego i, jak pokazały eksperymenty z transportem barwnika w ścianie komórkowej, może być przepuszczalna, a więc nie reguluje transportu wody do steli (Damus *et al.*, 1996).

Znajdująca się w centralnej części pędu i korzenia stela wykazuje znaczną zmienność między- i wewnątrzgatunkową, a także rozwojową. Na podstawie układu tkanek przewodzących w steli trudno jest odróżnić oba typy organów. Najprostszy typ steli – protostela, występuje u *Phylloglossum*. U pozostałych widłaków formą wyjściową jest aktynostela, w której radialny lub gwiaździsty w zarysie ksylem otoczony jest komórkami sitowymi floemu, znajdującymi się we wcięciach pomiędzy ramionami. Może również występować plektostela lub aktyno-plektostela (Beck *et al.*, 1982; Ogura, 1972; Schmid, 1982; Tomescu, 2021). Stopień rozczłonkowania ksylemu i komplikacji steli zależy od średnicy anatomicznej, stopnia rozgałęzienia i typu pędu, np. w pędach ortotropowych ksylem ma układ mniej więcej radialny lub jest to typowa aktynostela. Natomiast w pędach plagiotropowych występuje przeważnie plektostela o pasmach ksylemu ułożonych równolegle względem podłoża (Ogura, 1972; Øllgaard, 1979, 1990) i tylko na powierzchni cylindra steli zaznacza się wcinanie ksylemu, typowe dla aktynosteli. W korzeniu układ tkanki waskularnej jest podobny do części pędowej i zależy głównie od wielkości korzenia (Ito *et al.*, 2022; Ogura, 1972; Pixley, 1968; Voronina, 1981).

Na powierzchni steli jako pierwsze powstają komórki protoksylemu. Liczba płatów protoksylemu zmienia się w trakcie ontogenezy, zwłaszcza podczas tworzenia połączenia pomiędzy stelą pędu i waskulaturą korzenia. Od biegunów protoksylemu w steli pędu odchodzą regularnie pasma tkanki waskularnej do mikrofili (ślady mikrofilowe) oraz do korzeni (ślady korzeniowe). Wytworzenie śladu mikrofilowego nie pozostawia parenchymatycznej luki liściowej w steli, co jest typową cechą mikrofili.

Zależności między liczbą pasm protoksylemu i powierzchniowym układem mikrofili stwierdzono u *Huperzia lucidula* (Stevenson, 1976). Natomiast analiza rozwojowa systemu waskularnego u *Lycopodium* pokazała, że obydwa systemy nie są tak ściśle rozwojowo ze sobą powiązane: pasma protoksylemu u *Lycopodium* i *Spinulum* mają pionowy przebieg bez względu na typ filotaksji, a ich liczba jest zmienna. W efekcie ślady mikrofilowe są różnej długości i łączą się przypadkowo z protoksylemem, a powtarzające się rozgałęzienia dichotomiczne dodatkowo wymuszają przebudowę systemu waskularnego. Brak ścisłych powiązań ontogenetycznych obydwu systemów skutkuje mniejszą efektywnością funkcjonalną waskulatury widłaków w porównaniu do roślin nasiennych i sugeruje, że oba systemy powstały niezależnie w toku ewolucji, a następnie ulegały dostosowaniu i specjalizacji (Gola *et al.*, 2007).

Ksylem tworzony jest przez cewki. Cewki u *Huperzia* zostały dokładnie scharakteryzowane pod względem strukturalnym (Carlquist *et al.*, 2012; Cook & Friedman, 1998; Friedman & Cook, 2000): zgrubienia spiralne ściany wtórnej są wysycone ligniną, nieulegającą degradacji pod wpływem hydrolaz (tzw. *resistant layer*), natomiast bardziej wewnętrzna warstwa ściany, kontaktująca się ze ścianą pierwotną (tzw. *template layer*), jest wrażliwa na trawienie enzymatyczne. Taka struktura ściany cewek jest cechą ancestralną, nawiązującą do struktury cewek u wczesnych widłakowych (Carlquist *et al.*, 2012; Cook & Friedman, 1998; Friedman & Cook, 2000). Floem tworzą wydłużone komórki sitowe o zaostrzonych końcach i częściowo zdegenerowanych protoplastach, natomiast komórki miękiszu floemowego mają dobrze wykształcone protoplasty i pełnią funkcje metaboliczne.

Mikrofile powstają z powierzchniowych inicjałów w części peryferycznej (organogenicznej) merystemu wierzchołkowego pędu. Wraz z inicjacją mikrofila dochodzi do tworzenia wąskiego pasma waskularnego (śladu mikrofilowego) łączącego nasadę mikrofila i stelę pędu. Dojrzewanie tkanki przewodzącej prowadzi do powstania pojedynczej, nierozgałęzionej wiązki zaopatrującej mikrofil. Dojrzałe mikrofile mają stosunkowo prostą strukturę. Komórki epidermy są wydłużone do izodiametrycznych lub nieregularnie prostokątnych, o prostych lub pofalowanych ścianach antyklinalnych. Ściana zewnętrzna epidermy jest zwykle nieco grubsza, często zlignifikowana lub zsuberynizowana. Na obu powierzchniach (doosiowej i odosiowej) w epidermie występują liczne aparaty szparkowe, choć u gatunków charakteryzujących się anizofilią mogą znajdować się tylko na jednej powierzchni. Aparaty szparkowe zwykle nie występują bezpośrednio nad

wiązką przewodzącą i na krawędzi mikrofili. Komórki szparkowe mają zwykle dobrze wykształcone ząbki kutikularne. Miękisz mikrofili jest niezróżnicowany i zbudowany z izodiametrycznych komórek, choć u niektórych gatunków (np. *Spinulum annotinum, Diphasiastrum digitatum* (Dill. ex A. Braun) Holub*, Phlegmariurus rufescens* (Hook.) B. Øllg.) istnieje tendencja do wydłużania komórek po jednej ze stron mikrofila. U niektórych gatunków (np. *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub*, Phlegmariurus crassus* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) B. Øllg., *Phlegmariurus filiformis* (Sw.) W. H. Wagner*, Diphasium jussiaei* (Desv. ex Poir.) Rothm.) komórki mezofilu mogą tworzyć tubularne wyrosty, nadające im nieco gwiaździsty kształt. Mezofil zawiera liczne przestwory międzykomórkowe i mimo braku zróżnicowania wykazuje tendencję do tworzenia większych przestworów po stronie odosiowej mikrofila (Chu, 1974).

W mikrofilach mogą występować kanały śluzowe, ich obecność jest cechą specyficzną dla rodzaju (Bruce, 1976a; Chu, 1974). Wyróżnia się dwa typy kanałów: kanały wiązkowe (ang. *veinal canals*), zlokalizowane koło wiązki przewodzącej mikrofila i obecne zarówno w trofofilach, jak i sporofilach oraz kanały bazalne (ang. *basal canals*), występujące wyłącznie w kłosach zarodnionośnych, na przekroju poprzecznym tworzące pierścień w części korowej strobili i łączące się z nasadami sporofili. Oba typy kanałów powstają na drodze lizygenicznej (Bruce, 1976a).

Rząd Selaginellales

Rodzaj *Selaginella* obejmuje ok. 700 gatunków zróżnicowanych pod względem morfologii. Wśród widliczek występują rośliny o płożących pędach, tworzące gęste maty na powierzchni ziemi, rośliny o pokroju kępkowym, niewielkich rozmiarów epifity, gatunki wspinające się o znacznej wielkości, a także gatunki o mocnych pędach plagiotropowych (przypominających kłącza) i porozgałęzianych, wyprostowanych pędach ortotropowych pokrojem przypominających liście paproci (ang. *pseudofronds*). Pędy mają wzrost nieograniczony, tylko u niektórych gatunków jest on sezonowo zahamowany. Ciekawą grupę stanowią widliczki zasiedlające obszary okresowo suche – zwykle mają pokrój rozetowy, a w okresie suszy ulegają wysychaniu i zwijają się w formę ciasnej kuli. Wraz z pojawieniem się opadów pędy rozwijają się i zazieleniają, wznawiając procesy metaboliczne, w tym fotosyntezę (tzw. zmartwychwstanki, najbardziej znaną w Polsce widliczką z tej grupy jest *S. lepidophylla* (Hook. & Grev.) Spring, popularnie zwana różą jerychońską). Rzadziej widliczki obszarów suchych tworzą niewielkie darnie, przypominające maty mchów. Te gatunki mają również zdolność do ulegania znacznej dehydratacji w okresie przedłużonej suszy, bez uszkodzenia struktury wewnętrznej (Adame-González *et al.*, 2019; Agduma & Sese, 2016; Brighigna *et al.*, 2002; Pampurova & Van Dijck, 2014). Charakterystyczne są dla nich mikrofile zakończone długim hialinowym włosem, który w stanie dehydratacji dodatkowo chroni roślinę przed nadmiernym parowaniem (Gifford & Foster, 1989; Jermy, 1990b).

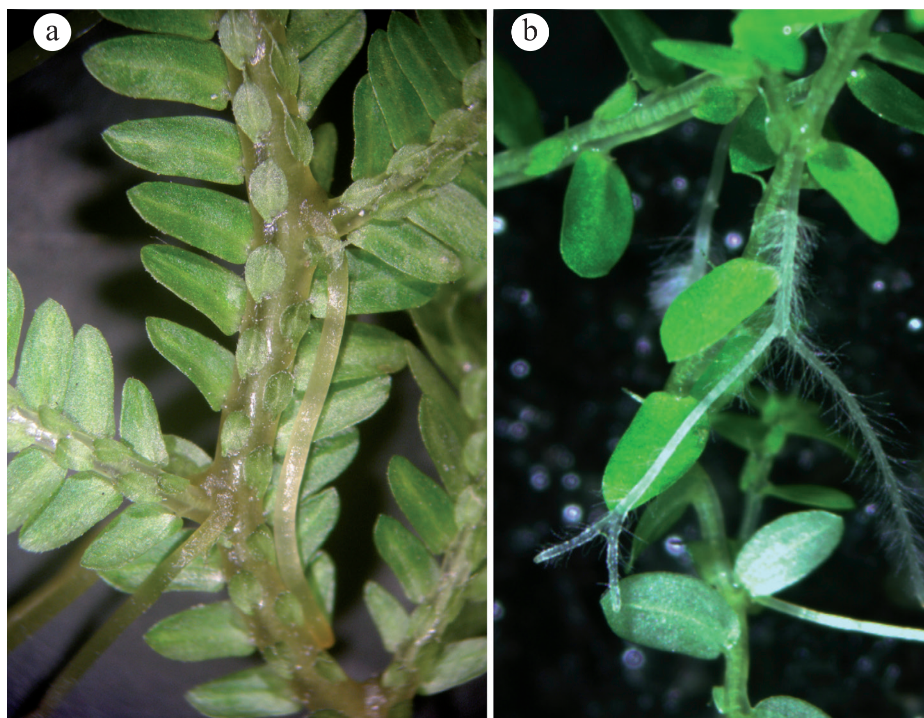
Ciekawym zjawiskiem, występującym u niektórych gatunków widliczek, jest zdolność do iryzacji (tęczowania), czyli do zmiany zabarwienia w zależności od kąta padania światła. Pojawienie się metalicznego, niebieskawego zabarwienia pędów jest efektem interferencji światła odbitego od powierzchni mikrofila (Glover & Whitney, 2010; Hébant & Lee, 1984; Masters *et al.*, 2018). Związane jest to ze strukturą zewnętrznej ściany komórkowej epidermy (zbudowanej z dwóch warstw) oraz z obecnością (u niektórych taksonów) zmodyfikowanych plastydów, tzw. iridoplastów, działających jako filtr interferencyjny (Gould & Lee, 1996; Lee, 1997; Masters *et al*., 2018). Uważa się, że iryzacja stanowi adaptację do efektywnego wykorzystania światła w warunkach silnego zacienienia (Fox & Wells, 1973; Glover & Whitney, 2010; Hébant & Lee, 1984). Iryzacja może także występować w zarodnikach, gdzie związana jest ze strukturą egzyny (Hemsley *et al.*, 1994).

Podobnie jak pozostałe Lycopodiopsida, widliczki rozgałęziają się dichotomicznie, przy czym u większości gatunków kolejne rozgałęzienia układają się w jednej płaszczyźnie, naprzemiennie po obu stronach wierzchołka pędu (ang. *flabellate dichotomy*). Ponieważ dichotomia ma zwykle charakter anizotomii, pędy widliczek mają często lekko zygzakowaty pokrój, z pozorną osią główną i hierarchicznie ustawionymi pozornie bocznymi rozgałęzieniami (Gifford & Foster, 1989; Imaichi, 2008; Jernstedt *et al.*, 1992, 1994; Troll, 1937). Wzór rozgałęziania się może mieć znaczenie diagnostyczne (Jermy, 1990b). U gatunków sekcji *Articulatae* Spring, łodyga poniżej rozgałęzienia dichotomicznego tworzy rozdęcie, widoczne jako ciemniejszy

pierścień (Jermy, 1990b). To poszerzenie łodygi jest wyraźne zwłaszcza po wyschnięciu okazu, w miejscu starszych rozgałęzień; w materiale żywym oraz w najmłodszych rozgałęzieniach jest słabo widoczne lub niewidoczne (Ryc. 2.53f). Najprawdopodobniej jego obecność jest związana z rozbudową tkanek wewnętrznych, tworzących skomplikowany układ połączeń waskularnych do ryzoforu rozwijającego się w miejscu rozgałęzienia (por. niżej).

W miejscu rozgałęzienia pędu zachowana jest tkanka merystematyczna. Tworzy ona unikalny dla widliczek tzw. merystem kątowy (ang. *angle meristem*). Może on znajdować się po obu stronach rozgałęzienia, grzbietowej (doosiowej) i brzusznej (odosiowej), lub tylko po jednej z nich, co ma znaczenie diagnostyczne. Obecność merystemu kątowego związana jest z powstawaniem specyficznych, występujących wyłącznie u widliczek (za wyjątkiem dwóch gatunków: *S. selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart. i *S. deflexa* Brack.; subgen. *Selaginella*) organów osiowych – ryzoforów (Imaichi & Kato, 1989, 1991; Jernstedt *et al.*, 1992, 1994; Lu & Jernstedt, 1996). W warunkach eksperymentalnych merystem kątowy może jednak wytwarzać ulistnione pędy (Lu & Jernstedt, 1996; Webster, 1969), co wskazuje na jego plastyczność rozwojową. Ryzofory posiadają unikalną kombinację cech strukturalnych i fizjologicznych, która podlega znaczącym zmianom w trakcie ontogenezy (Imaichi & Kato, 1989, 1991; Jernstedt *et al.*, 1992; Lu & Jernstedt, 1996; Webster & Steeves, 1964, 1967). Są to cylindryczne, początkowo zielonkawe, bezlistne osie, pozbawione czapeczki i rosnące w kierunku podłoża (grawitropizm dodatni). W trakcie rozwoju na ich wierzchołku wytwarzane są zawiązki korzeni. Pojawieniu się korzeni towarzyszy rozwój fenotypu korzeniowego, z włośnikami, cienką, pozbawioną kutikuli ryzodermą, brakiem chlorofilu. Funkcją ryzoforów jest wytwarzanie korzeni i dostarczanie ich w kierunku podłoża i stąd też pochodzi ich nazwa: *rhyzo* + *phore* = *niosący korzeń*, co stanowi tłumaczenie użytej po raz pierwszy w opisach rozwojowych nazwy niemieckiej *Wurzelträger* (Nägeli & Leitgeb, 1867; Bruchmann, 1905). Jest to również związane z faktem, iż korzenie zarodkowe u widliczek występują tylko we wczesnej fazie embriogenezy i szybko zamierają. W rozwoju postembrionalnym u młodych roślin w nasadowej części łodygi mogą rozwijać się korzenie przybyszowe. Taki sposób inicjacji (w pogrubiałej nasadowej części pędu) jest utrzymany przez całe życie u niektórych gatunków. Jednakże u większości widliczek korzenie przybyszowe powstają wyłącznie na wierzchołku ryzoforu.

Ze względu na występowanie w budowie ryzoforów cech zarówno o charakterze pędowym, jak i korzeniowym oraz wyraźną zmianę morfologii podczas rozwoju, ich tożsamość była różnie interpretowana. Powszechne w literaturze są dwa ujęcia: dawniej ryzofory traktowano jako wczesną fazę w rozwoju korzeni i dlatego termin ten był używany jako synonim korzeni (korzenie powietrzne, *aerial roots*; Webster, 1992; Webster & Steeves, 1964, 1967). Obecnie badania zarówno rozwojowe, jak i genetyczne wykazały, że ryzofory są odrębnymi organami osiowymi (organy *sui generis*), bez homologii do innych współcześnie występujących struktur roślin waskularnych (Fang *et al.*, 2021; Imaichi, 2008; Imaichi & Kato 1989, 1991; Kato & Imaichi, 1997; Kawai *et al.*, 2010; Lu & Jernstedt, 1996; Mello *et al.*, 2011; Ryc. 1.8). Kwestią otwartą pozostaje także ich homologia do ryzomorfów występujących u przodków Selaginellales (Raven & Edwards, 2001; Rothwell & Erwin, 1985).



Ryc. 1.8. a – ryzofory *Selaginella martensii* Spring i b – system korzeniowy *S. kraussiana* (Kunze) A. Braun. Fot. Piotr Otręba

Mikrofile widliczek są niewielkie, osiągające kilka milimetrów długości, owalne, lancetowate, jajowate. Posiadają pojedynczą nierozgałęzioną wiązkę przewodzącą (merystelę), choć u gatunków tropikalnych (np. *S. schaffneri* Hieron.) może tworzyć się bardziej kompleksowy układ merysteli, promieniście rozchodzących się od nasady i rozwidlonych na szczycie (Liu *et al.*, 2022; Wagner *et al.*, 1982; Webster, 1992). Mikrofile na pędach płożących mogą być dość odlegle ustawione, natomiast na pędach wzniesionych są gęsto ułożone. U gatunków, u których obecny jest dimorfizm trofofili, mikrofile w dolnej części pędu są zwykle dość podobne do siebie, stopniowo zmienia się ich kształt wzdłuż pędu i na wierzchołku dimorfizm jest już wyraźny. Trofofile mogą mieć podobną wielkość i morfologię (izofilia), zwykle są wtedy spiralnie ustawione na łodydze (ok. 50 gatunków, np. *S. selaginoides*; Jermy, 1990b). U zdecydowanej większości gatunków występuje wyraźna anizofilia. Zwykle u tych gatunków pęd ma symetrię grzbietobrzuszną, a mikrofile ustawione są na łodydze w lekko skośnych parach (Dengler, 1980, 1983; Webster, 1992). Każda para tworzona jest przez mniejszy mikrofil grzbietowy (dorsalny) i znacznie większy brzuszny. W efekcie mikrofile na łodydze ułożone są w czterech rzędach: dwóch grzbietowych tworzonych przez małe, przylegające do łodygi mikrofile i dwóch brzusznych, z dużymi, bocznie odstającymi mikrofilami. Anizofilia uważana jest za cechę adaptatywną w warunkach niskiej intensywności światła (Dengler, 1980, 1983; Jermy, 1990b). Ponadto w miejscu rozgałęzienia pędu występuje tzw. para mikrofili kątowych, obejmujących rozgałęzienie, które mogą różnić się morfologicznie od pozostałych trofofili; może mieć to znaczenie diagnostyczne. Sporofile są podobne do trofofili, rzadko dimorficzne, ułożone spiralnie (*S. selaginoides* i *S. deflexa*) lub – u większości gatunków – w czterech rzędach (Jermy, 1990b). Makrosporofile mogą być nieco większe niż mikrosporofile ze szczytowej części kłosa. Sporofile mogą być gęsto ułożone na pędzie, tworząc wyraźny, zwarty kłos zarodnionośny lub też dość odlegle ustawione, wtedy kłos jest luźny.

Budowa epidermy mikrofili różni się w zależności od ekspozycji mikrofila względem światła: strona odosiowa (aligularna) mikrofila dorsalnego jest wykształcona w podobny sposób jak strona doosiowa (ligularna) mikrofila brzusznego – obie zwrócone są do światła. Charakteryzują je komórki niewielkie, izodiametryczne, czasem soczewkowate lub stożkowate na przekroju poprzecznym i z dużym, pojedynczym, miseczkowatym w kształcie chloroplastem, o nietypowej strukturze wewnętrznej (tzw. bizonoplast, Ghaffar *et al.*, 2018; Liu *et al.*, 2020; Sheue *et al.*, 2007, 2015). W bizonoplaście strona zwrócona do światła strukturą przypomina iridoplast, o właściwościach podobnych do kryształu fotonicznego, po przeciwnej stronie natomiast tworzy się system gran o różnej orientacji. Taka ultrastruktura chloroplastów umożliwia adaptację do zróżnicowanych warunków świetlnych. Przy niewielkiej intensywności światła chloroplast zwrócony jest całą swoją powierzchnią do światła, w celu maksymalizacji absorpcji, co stanowi przystosowanie do cienistych siedlisk. Jeśli jednak intensywność światła jest bardzo duża, chloroplast przemieszcza się w położenie boczne w komórce i ustawia mniejszą powierzchnią względem światła (Haupt, 1973). Natomiast strona doosiowa (ligularna) mikrofila dorsalnego i odosiowa (aligularna) brzusznego – czyli powierzchnie nieeksponowane na światło – posiadają wydłużone, nieco tubularne komórki z kilkoma (4–6) drobnymi plastydami.

Epiderma mikrofili wykazuje wyraźną ornamentację. Występują brodawkowate komórki oraz ząbki na brzegu mikrofila. Ściany tych komórek, a w mniejszym stopniu także innych komórek epidermy, wysycone są krzemionką. Znaczne wysycenie krzemionką ścian komórkowych najprawdopodobniej jest związane z regulacją transpiracji z powierzchni mikrofila. Może również stanowić mechaniczne wsparcie (Bienfait & Waterkeyn, 1974, Dengler, 1980, 1983; Webster, 1992). Aparaty szparkowe występują głównie po stronie odosiowej obu typów mikrofili, choć u niektórych gatunków mogą występować na obu powierzchniach; zlokalizowane są wzdłuż wiązki przewodzącej i na brzegach, albo w części szczytowej mikrofila. Nie wykazują tendencji do wysycania ścian krzemionką. Na brzegach mikrofili, po stronie doosiowej, mogą też występować niefunkcjonalne aparaty szparkowe (Youguang & Tan, 2013).

Miękisz mikrofili może być zróżnicowany na palisadowy i gąbczasty, bądź też niezróżnicowany, o komórkach nieregularnego kształtu, tworzących miękisz o dużych przestworach międzykomórkowych. Wiązka przewodząca (merystela) jest kolateralna, z cewkami ksylemu o helikalnych zgrubieniach ściany wtórnej i komórkami sitowymi floemu.

Ligula (języczek) – niewielka, błoniasta struktura, charakterystyczna dla widliczek (i porybli-nów) powstaje w części nasadowej mikrofila, na powierzchni doosiowej, w wyniku podziałów

peryklinalnych kilku komórek powierzchniowych. Ligula pojawia się wcześnie w rozwoju mikrofila, w dojrzałych mikrofilach zamiera i obkurcza się. Składa się z cienkiej, jednowarstwowej i bezbarwnej płatkowatej części szczytowej oraz z części nasadowej, częściowo zagłębionej w tkankach mikrofila, ale bez połączenia waskularnego ze śladem mikrofilowym. Tę część tworzą komórki ciągłe z epidermą mikrofila, w których stwierdzono obecność pasemek Caspary'ego, oraz dobrze wykształcone tzw. glossopodium – składające się z dużych, klinowatych, silnie zwakuolizowanych komórek (Gifford & Foster, 1989; Shaw & Hickey, 2005; Sigh *et al.*, 2010; Webster, 1992). Badania ultrastruktury komórek liguli pokazały, że nie wykształcają się w nich typowe chloroplasty – plastydy mają zredukowany system błon wewnętrznych i nigdy nie dochodzi do ich zazielenienia. Komórki zawierają liczne aparaty Golgiego, pęcherzyki wydzielnicze, retikulum endoplazmatyczne, rybosomy, mitochondria i plastydy (Bilderback & Slone, 1987; Sigee, 1974; Webster, 1992). Mimo że nie do końca poznana jest funkcja liguli, ultrastruktura komórek sugeruje jej rolę w produkcji i wydzielaniu śluzu, przynajmniej we wczesnych etapach rozwoju mikrofila. Sugerowano także, że może brać udział w absorpcji lub wydzielaniu wody, gromadzeniu śluzu lub że jest to organ szczątkowy (Bilderback, 1987; Singh *et al.*, 2019; Webster, 1992).

U widliczek występuje heterosporia. Zarodnie inicjowane są w pachwinie sporofila, między języczkiem a osią kłosa, na krótkim trzonku. Zbudowane są z dwóch warstw, tworzących ścianę zarodni, oraz tapetum otaczającego zlokalizowaną wewnątrz tkankę sporogenną. Już we wczesnych etapach rozwoju zarodni widoczna jest różnica wielkości między mniejszymi mikrosporangiami i większymi makrosporangiami. W mikrosporangium wszystkie mikrosporocyty rozwijają się, tworząc po podziale mejotycznym liczne mikrospory, natomiast w trakcie makrosporogenezy dochodzi do znacznej redukcji tkanki sporogennej, zachowanych jest zwykle od jednego do kilku makrosporocytów (Horner & Beltz, 1970). Dalszej degradacji ulegają także powstające makrospory: zwykle pozostają cztery, ale notowano także 1, 8, 12 i więcej funkcjonalnych makrospor. Dojrzałe mikrosporangia są zwykle owalne do nieco nerkowatych, czerwonawe do jasnopomarańczowych, makrosporangia są znacznie większe, często oddające kształt mieszczących się w nich makrospor, jaśniejsze, od białawych do jasnożółtych. W kłosie zarodniowym obserwuje się trzy podstawowe typy wzajemnego rozmieszczenia zarodni, które mogą mieć znaczenie taksonomiczne:

1. w jednym kłosie mikrosporangia i makrosporangia ułożone są w pionowych rzędach, każdy rząd zawiera tylko jeden rodzaj zarodni;
2. oba typy zarodni występują w jednym rzędzie, wtedy zwykle makrosporangia znajdują się u podstawy kłosa a mikrosporangia w części szczytowej;
3. kłos zawiera tylko jeden typ zarodni (zwykle tylko makrosporangia; Horner & Arnott, 1963; Jermy, 1990b; Webster, 1992).

Nie wiadomo, jakie czynniki decydują o determinacji danego typu sporangium, choć badania eksperymentalne kilku gatunków widliczek wskazały na rolę etylenu w promowaniu powstawania makrosporangiów (Brooks, 1973).

Cechy strukturalne zarodni związane są z wykształceniem u poszczególnych gatunków odrębnych mechanizmów, umożliwiających rozprzestrzenianie całych zarodni i zarodników. Najczęściej wyróżnia się typ pasywny oraz mechanizmy aktywne, związane z wyrzucaniem zarodników (ang. *spore-ejector mechanism*) lub całych zarodni (ang. *sporangium-ejector mechanism*; Jermy, 1990b; Koller & Scheckler, 1986; Page, 1989, 2004; Schneller *et al.*, 2008; Webster, 1992). U gatunków o pasywnym sposobie uwalniania zarodników komórki ściany zarodni nie ulegają znaczącym modyfikacjom. Mikrosporangia otwierają się wzdłuż szczytowej krawędzi, tworząc dwie wygięte na zewnątrz klapy, co ułatwia pasywne wysypywanie się mikrospor. Ten mechanizm występuje głównie u izofilowych gatunków siedlisk kserotermicznych. Drugi mechanizm, umożliwiający wyrzucanie zarodników, związany jest ze zróżnicowaniem komórek tworzących ścianę zarodni. Znaczną powierzchnię ściany zarodni w części centralnej albo w jej nasadzie zajmują komórki martwe, wypełnione wodą. Podczas dojrzewania komórki te tracą wodę, co sprawia, że klapy zarodni odginają się od siebie, a następnie gwałtownie zamykają, wyrzucając mikrospory. Proces otwierania i zamykania klap zarodni może powtarzać się kilka razy, aż do całkowitego uwolnienia zarodników z mikrosporangium. Mechanizm ten występuje u licznych gatunków anizofilowych strefy tropikalnej i subtropikalnej. W wyróżnianej

dawniej sekcji *Articulatae* opisano także aktywny mechanizm wyrzucania makrospor nawet na odległość 2 m (Page, 1989, 2004). Trzeci mechanizm związany jest z wyrzucaniem całych mikrosporangiów i występuje tylko w sekcji *Articulatae*. Cechą szczególną mikrosporangiów w tej sekcji jest obecność dwóch szerokich pierścieni zbudowanych z dużych, wyniesionych nad powierzchnię zarodni komórek. Komórki te są martwe i posiadają nierówne zgrubienia, co ułatwia otwieranie mikrosporangium. Podczas dojrzewania i wysychania obie klapy zarodni są gwałtownie odginane na zewnątrz z taką siłą, że całe mikrosporangium jest wyrywane z kłosa i wyrzucane na odległość do 20 cm. Warto podkreślić, że u tego samego gatunku mogą występować odmienne mechanizmy uwalniania spor/sporangiów męskich i żeńskich, np. u *S. selaginoides* mikrospory uwalniane są w sposób pasywny, natomiast makrospory w sposób aktywny (ang. *sling shot mechanism*). Wykształcenie mechanizmów wyrzucających mikrospory lub mikrosporangia zwiększa prawdopodobieństwo zapłodnienia krzyżowego w znacznie większym stopniu niż bierne wysypywanie mikrospor (Jermy, 1990b; Koller & Scheckler, 1986; Schneller *et al.*, 2008; Webster, 1992).

Zarodniki otoczone są dobrze rozwiniętą, grubą ścianą komórkową, w której część zewnętrzna (egzyna) charakteryzuje się specyficzną ornamentacją, odmienną w mikro- i makrosporach. Sposób odkładania substancji w trakcie wytwarzania warstwy egzynowej, przesycenie krzemionką (jeśli występuje) i urzeźbienie, zarówno makro-, jak i mikrospor, mają znaczenie taksonomiczne (Bauer *et al.*, 2016; Korall & Taylor, 2006; Morbelli *et al.*, 2003a, 2003b; Morbelli & Rowley, 1999; Rowley & Morbelli, 1995). Związane są również z mechanizmem (pasywnym lub aktywnym) rozprzestrzeniania spor (Giorgi *et al.*, 1997). Mikrospory mają nerkowaty do owalnego kształt i charakteryzują się pojedynczym szwem (*monolete*), makrospory są tetraedryczne i o trójdzielnym szwie (*trilete*).

Rozwój gametofitów u widliczek następuje wewnątrz ściany zarodnika (endosporia). Rozwój mikrospor zaczyna się jeszcze w mikrosporangium, na macierzystym sporoficie, a jego dalsze dojrzewanie przebiega dopiero po uwolnieniu ze sporangium. Rozwój gametofitu męskiego rozpoczyna nierównocenny podział, w wyniku którego powstaje pojedyncza, soczewkowata komórka przedroślowa oraz większa komórka macierzysta plemni (anteridialna). Jej dalsze podziały skutkują wytworzeniem anteridium oraz 8. komórkowej ściany zarodni (ang. *jacket cells*). Na tym etapie rozwoju może dochodzić do mechanicznego uwolnienia i wyrzucenia mikrospory zawierającej częściowo rozwinięty gametofit męski poprzez szczelinę tworzącą się w górnej części sporangium. Dalszy rozwój gametofitu męskiego odbywa się poza sporangium. Komórki macierzyste spermatozoidów ulegają kilkukrotnym podziałom tworząc 128 lub 256 (Slagg, 1932) dwuwiciowych plemników (Renzaglia *et al.*, 1998, 1999, 2000). Dojrzałe plemniki mają ok. 25 µm długości i posiadają dwie asymetryczne wici. Organella plemnika są wydłużone i nieliczne (Robert, 1974). Plemniki są uwalniane w wyniku degeneracji komórek płonnych plemni i pękania ściany mikrospory wzdłuż szwu.

Początkowe etapy rozwoju gametofitu żeńskiego zachodzą jeszcze w makrosporangium na macierzystym sporoficie. Makrospora już po mejozie wytwarza grubą, warstwowaną, strukturalnie skomplikowaną ścianę komórkową (Korall & Taylor, 2006; Moore, 2005; Morbelli *et al.*, 2003a, 2003b; Morbelli & Rowley, 1999; Taylor, 1989, 1991). Na powierzchni ściany powstaje wyraźna ornamentacja z wystającymi kolcami lub listwami (peryspor). Pod nią znajduje się gruba warstwa przesycona sporopoleniną (egzospor, warstwa egzynowa lub egzyna), o regularnej przestrzennej organizacji, a zmiany jej właściwości chemicznych i struktury związane są z dojrzewaniem makrospory. Warstwa wewnętrzna (intyna) bezpośrednio otacza protoplast makrospory.

W trakcie rozwoju gametofit żeński wykształca dwa rejony: część reproduktywną, w której powstają archegonia i ryzoidy, oraz centralnie położoną część bogatą w substancje zapasowe: lipidy i białka (Lyon, 1901; Robert, 1971, 1972). Granica pomiędzy tymi częściami zwykle nie jest wyraźna, choć u niektórych gatunków, np. *S. kraussiana* (Kunze) A. Braun, oba obszary rozdzielone są diafragmą. Część reproduktywna zlokalizowana jest po stronie proksymalnej makrospory, pod trójdzielnym szwem. Tutaj dochodzi do pękania ściany zarodnika wzdłuż szwu i eksponowania górnej części gametofitu żeńskiego. W jego części centralnej rozwijają się archegonia, a w części peryferycznej ryzoidy, prawdopodobnie utrzymujące nad archegonium kroplę wody niezbędnej dla zapłodnienia (tzw. *fertilization drop*). Archegonia składają się z widocznej szyjki (złożonej z czterech komórek ułożonych w dwóch piętrach)

i komórek kanałowo-brzusznej, brzusznej i pojedynczej komórki jajowej, otoczonych komórkami gametofitu. Uwalnianie makrospory z makrosporangium, w zależności od gatunku, może następować w stadium cellularnym gametofitu lub już po wytworzeniu rodni, rzadziej po zapłodnieniu.

Zarodek jest endoskopowy, podobnie jak u innych przedstawicieli Lycopodiopsida, co oznacza, że po pierwszym podziale zygoty komórka, z której powstanie właściwy zarodek, zwrócona jest do dołu, do wnętrza rodni. Początkowy wzrost zarodka związany jest z jego „wpychaniem" do części centralnej gametofitu, zawierającej substancje odżywcze, a zmiana jego pozycji i wyrastanie z gametofitu następuje w wyniku różnicowania stopy (Bruchman, 1909; Foster & Gifford, 1974).

Budowa wewnętrzna

U większości gatunków zbadanych widliczek merystem wierzchołkowy pędu tworzony jest przez pojedynczą, piramidalną lub soczewkowatą komórkę inicjalną (AC, *apical cell*; Barclay, 1931; Dengler, 1983; Dolzblasz *et al.*, 2018; Evert, 2006; Gifford & Foster, 1989; Jacobs, 1988; Jones & Drinnan, 2009; Schulz *et al.*, 2010), natomiast u *S. kraussiana* badania z wykorzystaniem form albinotycznych pokazały, że w merystemie wierzchołkowym pędu funkcjonują dwa niezależne i nietrwałe inicjały (Harrison *et al.*, 2007). Komórka apikalna dzieli się wzdłuż ścian bocznych, tworząc komórki pochodne (merofity, segmenty). Komórki pochodne dzielą się według stałego wzoru: pierwszy podział jest nierównocenny i równoległy do powierzchni merystemu (peryklinalny). W jego wyniku powstaje komórka zewnętrzna, która wskutek dalszych podziałów wytwarza komórki epidermy i kory pierwotnej, natomiast komórka wewnętrzna dzieląc się daje początek endodermie, perycyklowi i tkance waskularnej (steli; Barclay, 1931; Jacobs, 1988). W części peryferycznej merystemu, w wyniku podziałów komórek powierzchniowych powstają zawiązki mikrofili.

Układ tkanek na przekroju poprzecznym jest typowy dla roślin waskularnych (Evert, 2006; Ogura, 1972). Epiderma okrywająca pęd jest jednowarstwowa i pozbawiona aparatów szparkowych. Zewnętrzna ściana komórek epidermy jest często skutynizowana. Kora pierwotna może być zróżnicowana na zewnętrzną część, zbudowaną z kilku warstw grubościennych komórek, które stopniowo przechodzą w warstwę komórek cienkościennych, zawierających liczne chloroplasty. Część centralną pędu zajmuje system waskularny (stelarny). Stela wewnątrz pędu jest zawieszona w komorze powietrznej (tzw. lakuna, *lacuna*) na sznurach komórek. Tworzą je wydłużone w kierunku promieniowym komórki endodermy (tzw. trabekule, *trabeculae*), z typowymi pasemkami Caspary'ego, a u niektórych gatunków dodatkowo także komórki kory pierwotnej. Komora powietrzna różnicuje się w niewielkiej odległości od merystemu wierzchołkowego pędu i szybko zwiększa swoją objętość w wyniku rozrostu części korowej. Wewnątrz komora pokryta jest kutikulą (McLean & Juniper, 1979).

Podobny układ tkanek na przekroju poprzecznym charakteryzuje także korzeń i ryzofor. Różnice związane są ze sposobem wykształcenia tkanki okrywającej: w ryzoforze jest to typowa epiderma pokryta kutikulą, natomiast ryzoderma korzenia zbudowana jest z komórek cienkościennych, pozbawionych na powierzchni warstwy kutikuli i tworzących długie, jednokomórkowe włośniki. System waskularny zarówno w ryzoforze, jak i w korzeniu jest prostszy niż w pędzie. Nie występuje też komora powietrzna, a endoderma wykształcona jest w formie warstwy komórek otaczających stelę, z pasemkami Caspary'ego na ścianach promieniowych.

System przewodzący jest typu stelarnego. U widliczek występują różne modyfikacje protosteli. W korzeniu, ryzoforze i łodygach, zwłaszcza gatunków o radialnej symetrii, występuje zwykle pojedyncza protostela. U gatunków o pędach grzbietobrzusznie spłaszczonych lub płożących system przewodzący może być bardziej rozbudowany. Protostela może być spłaszczona w płaszczyźnie równoległej do podłoża, owalna na przekroju poprzecznym, a także porozdzielana na niezależne, V-kształtne lub cylindryczne merystele, każda otoczona własną endodermą. Najczęściej spotykanymi u widliczek są pojedyncze, spłaszczone protostele lub dwie (rzadziej trzy) równolegle biegnące wzdłuż pędu merystele (układ bi- lub tristeliczny). Przebieg merysteli w pędzie dynamicznie się zmienia wraz z tworzącymi się

kolejno rozgałęzieniami (Bierhorst, 1971; Gola & Jernstedt, 2016; Jermy, 1990b) i może tworzyć skomplikowaną sieć przestrzenną, zwłaszcza u dużych, tropikalnych przedstawicieli widliczek (np. aktyno-plektostela u *S. exaltata* (Kuntze) Spring; Mickel & Hellwig, 1969; Weststrand & Korall, 2016). W pędach płożących u niektórych gatunków może występować solenostela (Ogura, 1972). Floem u takich gatunków może występować tylko na zewnątrz względem ksylemu (solenostela ektofloiczna) lub tworzyć także pierścień wewnętrzny (solenostela amfifloiczna). U tego samego gatunku rodzaj steli występującej w części płożącej i w pędach wyprostowanych może się różnić (np. solenostela w pędzie płożącym i system merystel w części wyprostowanej; Foster & Gifford, 1974). W większych, spłaszczonych protostelach oraz w systemach tworzonych przez dynamicznie łączące i rozdzielające się merystele liczba biegunów protoksylemu może być zmienna i odpowiada liczbie merysteli. Co ciekawe, w cewkach widliczek (starszym filogenetycznie typie elementów przewodzących ksylemu) ściana poprzeczna może ulegać hydrolizie; takie elementy przewodzące mogą być traktowane jako prawdziwe naczynia (Schneider & Carlquist, 2000a, 2000b). Floem tworzą typowe komórki sitowe oraz miękisz floemowy.

Rząd Isoëtales

Rząd Isoëtales obejmuje zwykle niewielkie rośliny wodne, miejsc podmokłych lub okresowo wilgotnych (wówczas w okresie suchym tracą mikrofile), o charakterystycznym rozetowym pokroju, unikalnym u przedstawicieli Lycopodiopsida. Rodzaj szeroko rozprzestrzeniony, choć wiele gatunków występuje na stanowiskach izolowanych jako taksony endemiczne (Jermy, 1990a; Taylor *et al.*, 1993; Taylor & Hickey, 1992).

Ze względu na nietypowy dla Lycopodiopsida wygląd, morfologia poryblinów była przedstawiana i interpretowana w różny sposób. Bulwiasta oś (łodyga; ang. *corm*) jest silnie skrócona, zgrubiała i mięsista, wyprostowana, zwykle pojedyncza, rzadziej rozgałęziająca się dichotomicznie i wtedy może być krótko płożąca. Składa się z dwóch części: górnej z gęsto, spiralnie ułożonymi, wąskimi, szydlastymi mikrofilami o poszerzonych i zachodzących na siebie nasadach oraz dolnej z licznymi, cienkimi, również spiralnie ułożonymi korzeniami przybyszowymi. Skrócona łodyga jest zwykle schowana w podłożu. W dojrzałych roślinach łodyga może być rozdzielona przez podłużne bruzdy, biegnące od merystemu wierzchołkowego do podstawy łodygi, na dwa lub trzy, rzadziej cztery płaty (dobrze widoczne na przekroju poprzecznym). Korzenie powstają z merystemu bazalnego (por. niżej) w dolnej części łodygi lub wzdłuż bruzd dzielących łodygę na płaty. W części zewnętrznej łodygi znajduje się kora wtórna, tworzona przez merystem wtórny – kambium (por. niżej), która okresowo ulega złuszczaniu. Rośliny zawierają znaczne ilości skrobi i tłuszczy, przez co chętnie są zjadane przez zwierzęta (Garrett & Kantvilas, 1992; Jermy, 1990a).

Mikrofile początkowo distichicznie (naprzemianlegle), potem spiralnie ułożone, mają od 2 do 50(100) cm dł. choć zwykle są krótsze (do 50 cm), najczęściej cylindryczne, szydlaste, z wyraźną bruzdą, czasem oskrzydlone w dolnej części. Ich nasady są znacznie rozszerzone, z szerokimi błoniastymi brzegami, zachodzące na siebie. Dolna część mikrofili może być zagrzebana w podłożu i bezbarwna (błyszcząco biała) lub ciemna (dzięki czarnobrązowym skupieniom komórek sklerenchymatycznych). Takie mikrofile zwykle twardnieją i chronią łodygę (merystem wierzchołkowy pędu) w okresach suszy. Górna część mikrofili może być zredukowana i zastąpiona przez fylopodia tworzone przez trwałe, łuskowate nasady mikrofili; fylopodia występują zwykle u gatunków zasiedlających siedliska ziemnowodne, utrzymują się przez kilka sezonów i chronią mięsistą łodygę (wraz z merystemem wierzchołkowym) m.in. przed zgryzaniem przez zwierzęta. U wielu gatunków mikrofile pod koniec sezonu obumierają, u gatunków wodnych mogą utrzymywać się przez kilka sezonów. W nasadach mikrofili lub na ich brzegach mogą rozwijać się rozmnóżki wegetatywne; rozmnażanie wegetatywne częste jest np. u *I. lacustris*.

Wszystkie mikrofile są monomorficzne. Zwykle mikrofile tworzone jako pierwsze w danym sezonie są sterylne (trofofile), mogą też być wykształcone jako trwałe fylopodia (np. u *I. histrix*

Bory & Durieu), kolejno inicjowane mikrofile są już sporofilami, choć mogą też być one tworzone przez cały rok. Pod koniec sezonu zewnętrznie położone sporofile z makrosporangiami otaczają sporofile z mikrosporangiami, a najbardziej wewnętrznie znajdują się mikrofile ze słabo rozwiniętymi i często abortywnymi zarodniami lub wykształcają się fylopodia (jeśli występują) (Jermy, 1990a).

Mikrofile mają centralną, pojedynczą wiązkę przewodzącą, często bardzo cienką, otoczoną przez cztery podłużne kanały powietrzne, rozdzielone na przekroju poprzecznym przez tkankę miękiszową. Kanały te mogą być podzielone na przedziały przez poprzeczne przegrody (diafragmy). Szczególnie dobrze wykształcone są u gatunków wodnych. W mikrofilach roślin siedlisk ziemnowodnych pod epidermą wykształcona jest także kolenchyma, stanowiąca mechaniczne wzmocnienie mikrofili wynurzonych ponad powierzchnię wody (Hickey, 1986b; Jermy, 1990a; Kott & Britton, 1985; Taylor & Hickey, 1992). Obecność aparatów szparkowych, ich wielkość i kształt są zmienne w obrębie gatunku i nie korelują z siedliskiem. Zwykle nie występują u roślin o mikrofilach zanurzonych, a jeśli są u nich obecne, to nie są funkcjonalne. Aparaty szparkowe (jeśli są obecne) ułożone są nad kanałami powietrznymi w podłużnych rzędach (Jermy, 1990a; Taylor *et al.*, 1993).

Cechą charakterystyczną mikrofili u poryblinów jest obecność liguli. Powstaje ona na doosiowej stronie nasadowej części mikrofila. Zwykle jest wąskotrójkątna do owalnej, choć może być zmienna pod względem kształtu. Jej funkcja nie do końca jest jasna, zwłaszcza, że może szybko zamierać. W młodych mikrofilach wytwarza śluz, który może mieć znaczenie dla ich rozwoju i być może także dla rozwoju sporangiów.

Zarodnie powstają w zagłębieniu, w nasadowej części mikrofila, po stronie doosiowej, pomiędzy ligulą a łodygą. Są jajowate do kulistych, do 2 cm dł., często o urzeźbionej, listwowanej powierzchni, czasem w komórkach ściany zarodni odkładane są związki o charakterze tanin; są pozbawione wyspecjalizowanych mechanizmów otwierających. Choć u poryblinów występuje heterosporia, to na wczesnych etapach rozwoju, do momentu wykształcenia sporocytów, mikro- i makrosporangia są nierozróżnialne. Na tym etapie w mikrosporangiach wykształcane są pasma płonnych komórek (tzw. *trabeculae*) przecinających tkankę sporogenną, które jednak nie tworzą odrębnych komór lub przedziałów w obrębie mikrosporangium. Na ich powierzchni wykształca się tapetum, ciągłe z tapetum wyściełającym wnętrze zarodni. Można więc przypuszczać, że ich funkcją jest zwiększenie powierzchni kontaktu z rozwijającymi się mikrosporocytami. Szacuje się, że w pojedynczym mikrosporangium rozwija się od 300 000 do miliona mikrospor. Mikrospory mają 20–45 µm śr., są bocznie spłaszczone, z pojedynczym szwem (*monolete*) i o bardzo różnej ornamentacji ściany. Rozwój makrosporangium przebiega podobnie, choć znaczna część tkanki sporogennej ulega redukcji i resorpcji przez rozwijające się komórki jeszcze przed osiągnięciem fazy sporocytów. W efekcie w pojedynczym makrosporangium dojrzewa od 100 do 300 makrospor. Makrospory mają 250–800 µm śr. w płaszczyźnie równikowej, są tetraedryczne, z trójdzielnym i bardzo wyraźnym szwem (*trilete*), zewnętrzne warstwy ściany zarodnika (egzyna) mają dużą zawartość krzemionki i różnorodną ornamentację: są np. kolczaste, brodawkowate, siatkowate, pomarszczone i in. Urzeźbienie ściany makrospory jest cechą diagnostyczną (Blackmore *et al.*, 2012; Hickey, 1986a; Macluf *et al.*, 2006, 2010; Marsden, 1976; Robert *et al.*, 1973; Singh *et al.*, 2021; Taylor, 1989; Tryon & Tryon, 1982). Oba typy zarodników rozwijają się zwykle w odrębnych zarodniach, rzadko mogą powstawać w jednym sporangium; jednak u takich gatunków żywotność i rozwój zarodników nie były dotychczas badane.

Cechą istotną diagnostycznie jest kształt i wielkość cienkiej błoniastej struktury (*velum*). Powstaje ona poniżej liguli i narasta od krawędzi zagłębienia na powierzchnię zarodni, pozostawiając centralny otwór (*foramen*). Stopień, w jakim *velum* przykrywa sporangium zależy od gatunku, ale także od wieku rośliny i danego sporofila (Budke *et al.*, 2005).

Ponieważ zarodnie pozbawione są struktur pozwalających na ich otwieranie, uwalnianie zarodników następuje po rozpadzie ściany zarodni pod koniec sezonu wegetacyjnego lub zimą. Odłączanie sporofili w wyniku złuszczania części zewnętrznej kory wtórnej lub przez mechaniczne uszkodzenie (np. ruch wody) ułatwia rozprzestrzenianie zarodników (wraz z całymi zarodniami/sporofilami). U gatunków, których skrócone łodygi są całkowicie zagrzebane w podłożu, pęcznienie komórek śluzowych w nasadzie sporofili powoduje wypychanie ubiegłorocznych sporofili wraz z zarodniami i uwalnianie zarodników (Gifford & Foster, 1989). Mniej wiadomo

o rozprzestrzenianiu zarodników u gatunków lądowych, choć sugeruje się, że okresowy powierzchniowy spływ wody oraz przemieszczanie się roślinożerców mogą sprzyjać ich dyspersji na krótkie dystanse.

Rozwój gametofitów następuje w obrębie ściany zarodni (endosporia). Rozwój gametofitu męskiego przebiega podobnie jak u *Selaginella.* Nierównocenny podział mikrospory skutkuje wytworzeniem mniejszej komórki przedroślowej i większej anteridialnej. Podziały komórki anteridialnej prowadzą do wytworzenia komórek ściany anteridium (tzw. *jacket cells*) oraz czterech komórek plemnikotwórczych. Po upływie dwóch tygodni komórki ściany anteridium oraz przedroślowa ulegają degeneracji i uwalniają cztery wielowiciowe (w przeciwieństwie do dwuwiciowych u Lycopodiales i *Selaginella*) plemniki. Dojrzała makrospora zawiera znaczne ilości substancji zapasowych, zlokalizowanych w części centralnej. W odróżnieniu od *Selaginella*, u *Isoëtes* nie obserwowano wykształcania diafragmy między częścią odżywczą i reproduktywną makrospory. Początkowy etap rozwoju makrospory obejmuje fazę nucellarną (podziały jąder komórkowych, bez cytokinezy) do momentu wytworzenia ok. 50 wolnych jąder, zlokalizowanych w cytoplazmie przyściennej. Faza cellularna (tworzenie ścian komórkowych i rozdzielanie wolnych jąder) rozpoczyna się w części apikalnej (pod trójdzielnym szwem), przebiega dość szybko i jest kontynuowana do wnętrza makrospory. Faza ta może trwać nawet do momentu, gdy zarodek jest już dobrze wykształcony. Rozrost gametofitu żeńskiego powoduje pękanie ściany makrospory wzdłuż trójdzielnego szwu i wyłonienie górnej części gametofitu wraz z archegoniami i grupami ryzoidów. Dojrzałe archegonium zbudowane jest z czterech warstw komórek szyjki, komórki kanałowej szyjki i komórki kanałowej brzusznej oraz komórki jajowej. Rozwój kolejnych archegoniów trwa do momentu zapłodnienia. Ryzoidy rozwijają się zarówno u gatunków wodnych, jak i lądowych. U gatunków północnoamerykańskich wykazano, że makrospory przy niskich temperaturach opóźniają rozwój, co pozwala na ich równoczesny rozwój z mikrosporami, produkowanymi na wiosnę (Gifford & Foster, 1989; Kott & Britton, 1980; Taylor *et al.*, 1985, 1993).

Zarodek jest endoskopowy. Komórka górna (zwrócona do ujścia szyjki), powstała w wyniku podziału zygoty, zapoczątkowuje rozwój korzenia i stopy, komórka dolna wytwarza pierwszy mikrofil i wierzchołek pędu. W trakcie rozwoju zarodkowego – w przeciwieństwie do *Selaginella* i Lycopodiales, nie wytwarza się wieszadełko (suspensor). Zmiana pozycji rozwijającego się sporofitu związana jest z wrastaniem stopy do wnętrza gametofitu, poprzecznym do archegonium wzrostem pierwszego mikrofila i wierzchołka pędu oraz przeciwnie skierowanym wzrostem korzenia. Wyrastający pierwszy mikrofil i równocześnie pojawiający się korzeń powodują ostateczne ustalenie pozycji młodego sporofitu. Pozostaje on jeszcze przez pewien czas częściowo otoczony przez komórki gametofitu.

Taksony z rodzaju *Isoëtes* mogą mieć różny poziom ploidalności; znane są diploidy, triploidy aż do dekaploidów (Troia, 2001). U taksonów triploidalnych często występuje apogamia, umożliwiająca rozwój z pominięciem fazy gametofitu i rozmnażania płciowego.

Budowa wewnętrzna

W górnej części łodygi, w zagłębieniu pomiędzy nasadami najmłodszych mikrofili, znajduje się merystem wierzchołkowy pędu, umożliwiający wzrost łodygi na długość (Dolzblasz *et al.*, 2018; Karrfalt & Eggert, 1977, 1978; Paolillo, 1963; Stewart, 1947; Yi & Kato, 2001). Merystem zawiera pojedynczą komórkę apikalną lub – częściej – kilka komórek inicjalnych, tworzących wielokomórkowy merystem wierzchołkowy. Centralna część łodygi wypełniona jest tkankami pierwotnymi, głównie parenchymą i cewkami ksylemu pierwotnego. Natomiast obecność floemu pierwotnego była dyskutowana (Kruatrachue & Evert, 1977; Paolillo, 1963; Stokey, 1909). Ksylem zajmuje centralną część skróconej łodygi, w górnej części tworząc w miarę jednolity cylinder z odchodzącymi śladami mikrofilowymi, w części dolnej rozszerza się na boki, ma poziomy przebieg i obejmuje łodygę od dołu, przypominając nieco kotwicę. W dolnej części odchodzą od niego liczne ślady korzeniowe.

Grubienie łodygi poryblinów związane jest z obecnością merystemu bocznego – kambium, którego funkcjonowanie jest odmienne niż u większości roślin drzewiastych (nagonasiennych i okrytonasiennych dwuliściennych; Dolzblasz *et al.*, 2018; Karrfalt & Eggert, 1977, 1978; Pa-

olillo, 1963; Stewart, 1947; Stokey, 1909; Yi & Kato, 2001). Z tego powodu powstało wiele interpretacji dotyczących aktywności i budowy kambium oraz tkanek, które z niego powstają. Obecnie w literaturze spotyka się dwie główne interpretacje funkcjonowania tego merystemu u poryblinów. Pierwszy pogląd opisuje kambium jako merystem zbudowany z 1–3 warstw komórek merystematycznych, ułożonych w postaci cylindra dookoła obwodu łodygi. Komórki te, dzieląc się równolegle do powierzchni, odkładają na zewnątrz komórki miękiszowe, tworzące korę wtórną (ang. *secondary parenchymatic cortex*), natomiast do środka odkładają tzw. warstwę pryzmatyczną (ang. *prismatic layer*). Warstwa pryzmatyczna składa się z wtórnych tkanek przewodzących oraz z komórek miękiszowych. Należy podkreślić, że w tym nietypowym kambium poryblinów wszystkie tkanki przewodzące tworzone są tylko w kierunku środka łodygi (a nie dwustronnie, jak u większości nasiennych roślin drzewiastych). Ponadto komórki wtórnych tkanek przewodzących, budujące warstwę pryzmatyczną, to głównie komórki sitowe floemu wtórnego oraz komórki miękiszowe, podczas gdy typowe kambium roślin drzewiastych do wewnątrz odkłada komórki ksylemu wtórnego. W warstwie pryzmatycznej ksylem wtórny może powstawać jedynie w starszych łodygach lub nie tworzy się w ogóle (Chiang, 1976; Chiang & Chen, 1986; Stokey, 1909; Yang *et al.*, 1975).

Druga interpretacja funkcjonowania kambium zwraca uwagę na fakt, że merystem u poryblinów składa się z dwóch przestrzennie rozdzielonych, lecz wzajemnie powiązanych części. Pierwsza z nich, tzw. merystem boczny (ang. *lateral meristem*), znajduje się w górnej części łodygi, odpowiadając strukturalnie i funkcjonalnie opisanemu powyżej kambium. Druga część to tzw. merystem bazalny (ang. *basal meristem*), który zlokalizowany jest w dolnej części łodygi i kształtem przypomina misę lub wstęgę, zbudowaną z komórek inicjalnych ułożonych w promieniowych rzędach, po 2–3 komórki (Kruatrachue & Evert, 1977; Paolillo, 1963; Yi & Kato, 2001). Komórki inicjalne dzieląc się podziałami równoległymi do powierzchni (peryklinalnymi) odkładają do środka łodygi komórki miękiszowe oraz cewki ksylemu, a na zewnątrz miękiszowe komórki korowe (ang. *cortical cells*), co umożliwia przyrost łodygi na grubość. W pewnej odległości od merystemu bazalnego, z zewnętrznie położonych komórek korowych na skutek ich odróżnicowania i podziałów powstają zawiązki korzeni przybyszowych. Merystem bazalny w całości odpowiada za wytwarzanie korzeni przybyszowych, gdyż u *Isoëtes* korzeń zarodkowy zamiera na wczesnych etapach rozwoju rośliny. Wzrost korzeni związany jest z podziałami komórek w nowopowstałych zawiązkach oraz z dalszą aktywnością merystemu bazalnego, który tworząc nowe warstwy komórek korowych odsuwa starsze warstwy i wytworzone korzenie przybyszowe na zewnątrz.

Nietypowe funkcjonowanie merystemu bazalnego jest szeroko dyskutowane w literaturze. Jak wspomniano powyżej, z jednej strony jest on traktowany jako merystem wtórny, będący częścią kambium. Za taką interpretacją przemawia ułożenie i sposób podziałów komórek inicjalnych (tworzenie tkanek na zewnątrz i do wewnątrz) oraz fakt, że merystem bazalny w swojej górnej części jest ciągły z merystemem bocznym (Kruatrachue & Evert, 1977; Paolillo, 1963). Z drugiej strony, pierwotny charakter merystemu przejawia się w tworzeniu korzeni przybyszowych w sposób przypominający powstawanie mikrofili na merystemie apikalnym pędu. Taka interpretacja merystemu bazalnego skutkuje uznaniem tworzonych przez niego tkanek (cewek i miękiszu do środka łodygi oraz komórek korowych na zewnątrz) za tkanki pierwotne (Chiang, 1976). Yi i Kato (2001) zwracają jednak uwagę, że merystem bazalny powinien być traktowany jako nietypowy, występujący jedynie u *Isoëtes*, gdyż przejawia zarówno cechy merystemu pierwotnego, jak i wtórnego.

Niewiele również wiadomo na temat rozwoju wtórnych tkanek okrywających u poryblinów. W najbardziej zewnętrznych częściach łodygi zaobserwowano występowanie warstw korka, zbudowanych z martwych i zsuberynizowanych komórek. Są one przekształconymi komórkami kory wtórnej, biorącej początek z merystemu bocznego (kambium). Wraz ze wzrostem łodygi na grubość komórki te ulegają ścieraniu (Dolzblasz *et al.*, 2018; Kruatrachue & Evert, 1977; Paolillo, 1963; Stokey, 1909).

Na przekroju poprzecznym korzeń ma dość prostą, ale i nietypową budowę. Otoczony jest jednowarstwową ryzodermą, pod którą wykształcona jest kora pierwotna, otaczająca dużą, centralną komorę powietrzną. Kora zróżnicowana jest na warstwę zewnętrzną, odporną na czynniki zewnętrzne, oraz wewnętrzną, zbudowaną z cienkościennych komórek i z licznymi przestworami międzykomórkowymi. Na granicy komory powietrznej i kory zlokalizowana

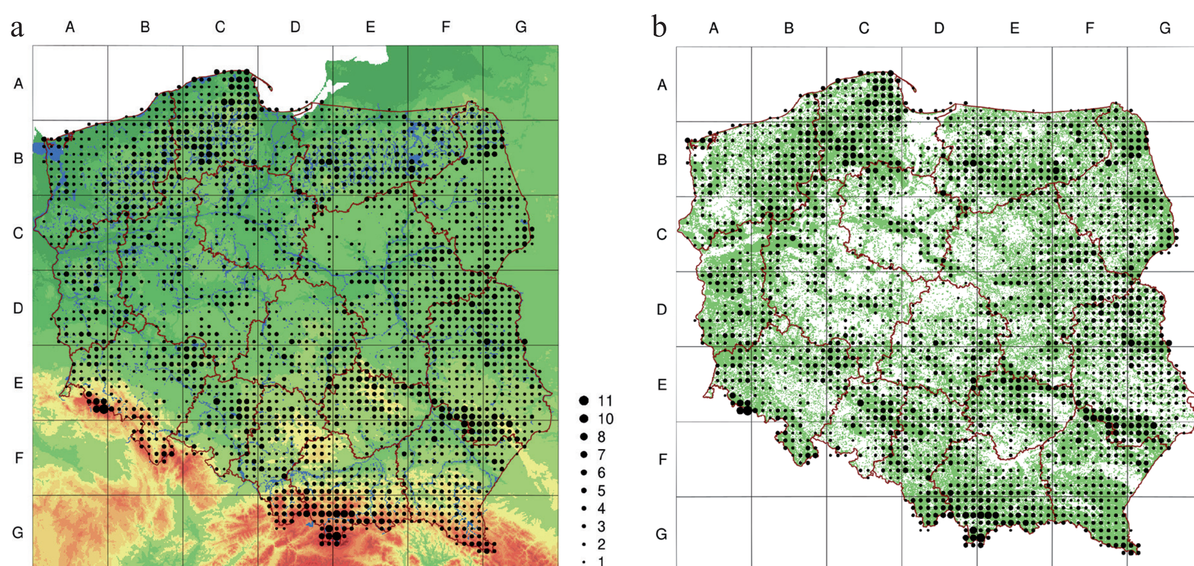
jest pojedyncza stela, o kolateralnym układzie ksylemu i floemu pierwotnego, choć o odmiennej orientacji tych tkanek w porównaniu do typowych wiązek kolateralnych roślin waskularnych: ksylem znajduje się po stronie zewnętrznej, a floem skierowany jest do wnętrza komory powietrznej. Stelę zamyka endoderma z pasemkami Caspary'ego. Szczególną cechą gatunków wodnych, zwłaszcza u *I. andicola* (Amstutz) L. D. Gómez, jest pobieranie CO_2 przez korzenie.

1.3. Zagrożenia i ochrona prawna lykopodiofitów w Polsce

Ewa Szczęśniak

Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Botaniki

W holocenie przedstawiciele lykopodiofitów prawdopodobnie występowali na całym terytorium Polski. W wyniku oddziaływania człowieka, przede wszystkim osadnictwa, odlesiania i zwiększania powierzchni rolnych, a także melioracji gruntów i regulacji cieków, pierwotna okrywa roślinna uległa degradacji i pojawiły się obszary pozbawione siedlisk sprzyjających tej grupie roślin. Opracowania florystyczne oraz okazy zielnikowe z lokalizacjami pozwalającymi na w miarę dokładne mapowanie stanowisk pojawiają się na ziemiach Polski w XIX w. Polska w sieci ATPOL (Zając & Zając, 2001) liczy 3312 kwadratów 10 × 10 km. Po zestawieniu dostępnych danych i aktualizacji map rozmieszczenia poszczególnych lykopodiofitów okazało się, że od XIX w. aż w 936 kwadratach (28%) nie odnotowano ani jednego taksonu, a w 710 kwadratach (21%) zaledwie jeden (Ryc. 1.9a). Obszarami bez lykopodiofitów są bez wyjątku tereny rolnicze,



Ryc. 1.9. Łączne rozmieszczenie wszystkich taksonów lykopodiofitów w Polsce w kwadratach ATPOL 10 × 10 km; a – mapa hipsometryczna, b – rozmieszczenie na tle istniejących kompleksów leśnych (dane pokrycia lasami za https://planet.openstreetmap.org/, data accessed 30.08.2023); wielkość kropek odpowiada liczbie gatunków w kwadracie

Szczęśniak, E. (2023). 1.3. Zagrożenia i ochrona prawna lykopodiofitów w Polsce. W: E. Szczęśniak, E. M. Gola, & E. Zenkteler (Red.) (2023). Lykopodiofity Polski – Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales. *Monographiae Botanicae*, 110, 49–56, Polish Botanical Society. https://doi.org/10.5586/978-83-963503-9-8

na których grunty rolne przekraczają 80% powierzchni, m.in. Żuławy Wiślane, część Pojezierza i Niziny Wielkopolskiej, Nizina Śląska oraz Niziny Mazowieckie.

Największą liczbę taksonów lykopodiofitów odnotowano w zachowanych dużych kompleksach leśnych oraz w górach (Ryc. 1.9b). Na niżu są to przede wszystkim Pojezierza: Pomorskie (część), Mazurskie i Litewskie, w pasie wyżyn mocno zaznacza się Roztocze, a w górach Góry Izerskie i Karkonosze w Sudetach oraz Beskidy Zachodnie i Tatry w Karpatach. Część z tych obszarów jest chroniona w formie parków narodowych (PN Borów Tucholskich, Roztoczański, Karkonoski, Babiogórski, Tatrzański), niemal wszystkie w postaci ostoi Natura 2000.

Spośród 15 rodzimych taksonów lykopodiofitów jedynie dwa gatunki (*Lycopodium clavatum* i *Spinulum annotinum*) można uznać za częste – notowane były w ponad lub około połowie kwadratów ATPOL (odpowiednio 1737 i 1654 kwadraty; Tabela 4). Stosunkowo częste były także *Huperzia selago* i *Diphasiastrum complanatum* (ok. 20% kwadratów). W nieco ponad 10% kwadratów odnotowano *Lycopodiella inundata*, notowania pozostałych gatunków nie przekraczały 10% wszystkich kwadratów. Najrzadsze taksony to *Lycopodium lagopus* (jedno znane stanowisko), *Selaginella helvetica* (jedno do trzech stanowisk w jednym kwadracie) oraz *Isoëtes echinospora* (dziewięć stanowisk w czterech kwadratach).

Tabela 4. Liczba kwadratów ATPOL ze stanowiskami poszczególnych taksonów lykopodiofitów w Polsce na podstawie uaktualnionych map rozmieszczenia

	Takson	Liczba kwadratów ATPOL 10 × 10 km ze stanowiskami
	Lycopodiales	
1.	***Diphasiastrum alpinum*** Widlicz alpejski	28
2.	***Diphasiastrum complanatum*** Widlicz spłaszczony	779
3.	***Diphasiastrum tristachyum*** Widlicz cyprysowy	174
4.	***Diphasiastrum ×issleri*** Widlicz Isslera	10
5.	***Diphasiastrum ×oellgaardii*** Widlicz Øllgaarda	12
6.	***Diphasiastrum ×zeilleri*** Widlicz Zeillera	75
7.	***Huperzia selago*** Wroniec widlasty	695
8.	***Lycopodiella inundata*** Widłaczek torfowy	415
9.	***Lycopodium clavatum*** Widłak goździsty	1737
10.	***Lycopodium lagopus*** Widłak jednokłosowy	1
11.	***Spinulum annotinum*** Kolcowidłak jałowcowaty	1654
	Selaginellales	
12.	***Selaginella helvetica*** Widliczka szwajcarska	1
13.	***Selaginella selaginoides*** Widliczka ostrozębna	23
	Isoëtales	
14.	***Isoëtes echinospora*** Poryblin kolczasty	4
15.	***Isoëtes lacustris*** Poryblin jeziorny	84

Zagrożenie lykopodiofitów notowanych w Polsce

Mapa podsumowująca notowanie lykopodiofitów w Polsce pokazuje obraz historyczny. Ze względu na specyficzny i u większości gatunków długi cykl życiowy oraz wąskie wymagania siedliskowe wszystkie analizowane taksony są wrażliwe na zmiany zachodzące w środowisku, oddziałujące na gametofity i sporofity, a w przypadku widłaków jednakozarodnikowych także na ich gatunki mikoryzowe. W przeszłości głównym zagrożeniem gatunków leśnych było wygrabianie runa, zbiór roślin do zdobienia kościołów i domów (zwłaszcza na Wielkanoc) i pozyskiwanie kłosów zarodnionośnych na skalę przemysłową. Gatunki wymagające siedlisk o dużej wilgotności traciły stanowiska w wyniku melioracji i zmiany stosunków wodnych. Pomimo to na obszarach niepodlegających intensywnej antropopresji lykopodiofity dotrwały w Polsce w dobrej kondycji do połowy XX w. W ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat trwa proces ich wymierania, liczba stanowisk spada, a zanikanie stanowisk się nasila. Dla gatunków lądowych istotnym czynnikiem zagrażającym są zmiany klimatyczne, a szczególnie przedłużające się okresy susz. W drugiej dekadzie XXI w. na całym niżu, a w niektórych latach także w górach, po okresie upałów i susz letnich obserwowano zamieranie osobników lub części płatów widłaków jednakozarodnikowych. Dla gatunków leśnych dodatkowym i bardzo dużym zagrożeniem jest współczesna gospodarka leśna – duże powierzchnie zrębów, a zwłaszcza przeorywanie runa jako metoda przygotowania podłoża do odnowienia drzewostanu, które powodują drastyczne zmiany warunków siedliskowych. Proces ten uległ intensyfikacji w ciągu ostatnich kilku lat. W przypadku gatunków wodnych głównym czynnikiem zagrażającym jest antropogeniczna eutrofizacja oraz obniżanie się poziomu wód powodowane przez zachodzące zmiany klimatyczne.

W Polsce w skali kraju wykonywane są dwa rodzaje zestawień gatunków zagrożonych wymarciem: tzw. czerwone listy, będące wyłącznie spisem gatunków zagrożonych z przypisaną im kategorią zagrożenia oraz tzw. czerwone księgi, czyli zestawienia opracowań zagrożonych gatunków. Czerwone listy stanowią kompletny wykaz gatunków uznanych za zagrożone w czasie publikowania listy i są podstawą do podejmowania działań ochronnych. Polskie czerwone księgi zawierają aktualną wiedzę na temat biologii, rozmieszczenia i stanu populacji wybranych taksonów i w związku z tym nie obejmują wszystkich gatunków uznanych za zagrożone. Ocenę stanu zagrożenia i określenie kategorii zagrożenia danego gatunku wykonuje się na podstawie metodyki IUCN (2023). W starszych opracowaniach oprócz kategorii zgodnych z wytycznymi IUCN pojawiały się dodatkowo kategorie R – rzadki, której nie można bezpośrednio odnieść do obecnie przyjmowanej klasyfikacji (mógł być to gatunek z obecnych kategorii od NT do RE) oraz I – odpowiednik obecnej kategorii DD.

Kategorie zagrożenia wg IUCN

DD (*data deficient*) – brak wystarczających danych, by oszacować stopień zagrożenia gatunku wg kryteriów IUCN.

LC (*least concern*) – gatunki nadal występujące w naturze, ocenione wg kryteriów czerwonej listy i niekwalifikujące się jako NT, VU, EN i CR, niezagrożone.

NT (*near threatened*) – gatunki bliskie zagrożenia, jeszcze niespełniające wymogów wyższych kategorii (VU, EN, CR).

VU (*vulnerable*) – gatunki narażone na wymarcie (wypełniają kryteria A – E dla kategorii VU) i zagrożone wymarciem w naturze w wysokim stopniu; w starszych opracowaniach jako V.

EN (*endangered*) – gatunki zagrożone wymarciem (wypełniają kryteria A – E dla kategorii EN) i zagrożone wymarciem w naturze w bardzo wysokim stopniu; w starszych opracowaniach jako E.

CR (*critically endangered*) – gatunki krytycznie zagrożone wymarciem (wypełniają kryteria A – E dla kategorii CR) i zagrożone wymarciem w naturze w ekstremalnie wysokim stopniu.

EW (*extinct in the wild*) – gatunki wymarłe w naturze, utrzymywane w hodowli lub uprawie.

EX (*extinct*) – gatunki całkowicie wymarłe, kategoria przyznawana wówczas, gdy bez wątpliwości ostatni okaz gatunku (w naturze i w hodowli/uprawie) stracił życie.

REW i REX – odpowiedniki kategorii EW i EX w skali regionu/kraju. Kategorie EW i EX były niepoprawnie stosowane w listach regionalnych, m.in. wczesnych polskich czerwonych listach i księgach w odniesieniu do regionu, gdy gatunek posiadał istniejące

stanowiska poza granicami opisywanego terenu. W takim przypadku gatunek powinien być klasyfikowany jako REW (*regionally extinct in the wild*) – wymarły w naturze w danym regionie i REX (*regionally extinct*) – wymarły całkowicie w danym regionie.

Dotychczas ukazało się pięć list zagrożonych gatunków roślin waskularnych w Polsce i każda kolejna była obszerniejsza od poprzedniej. W najnowszym zestawieniu (Kaźmierczakowa *et al*., 2016) spośród rodzimych lykopodiofitów nie znalazła się *Selaginella selaginoides* – w 2016 r. nie została uznana za zagrożoną w skali kraju – oraz dwa taksony widłaków jednakozarodnikowych: *Diphasiastrum ×oellgaardii* i *Lycopodium lagopus*, które w czasie zestawiania listy nie były w Polsce odnotowane. Kategorie zagrożenia przyznane poszczególnym taksonom są zebrane w Tabeli 5, podano także kategorie zagrożenia tych taksonów w skali Europy (Criado *et al*., 2017) oraz świata (IUCN, 2023).

W kolejnych wydaniach polskich Czerwonych Ksiąg roślin waskularnych opisane zostało jedynie pięć taksonów spośród 15 rodzimych w Polsce lykopodiofitów. Spośród widłaków jednakozarodnikowych były to dwa taksony: *Diphasiastrum ×issleri* w kategoriach V (Zarzycki & Kaźmierczakowa, 1993) i CR (Kaźmierczakowa & Zarzycki, 2001; Kaźmierczakowa *et al*., 2014) oraz *D*. *×oellgaardii* jako EN (Kaźmierczakowa & Zarzycki, 2001; Kaźmierczakowa *et al*., 2014). Spośród widłaków różnozarodnikowych we wszystkich wydaniach czerwonych ksiąg zostały

Tabela 5. Gatunki lykopodiofitów notowanych w Polsce – kategorie zagrożenia w skali kraju, Europy i świata

	Nazwa łacińska **Nazwa polska**	**PL 1981**	**PL 1986**	**PL 1992**	**PL 2006**	**PL 2016**	**IUCN EU 2017**	**IUCN 2023**
	Lycopodiales							
1.	***Diphasiastrum alpinum*** Widlicz alpejski	R	-	-	-	NT	LC	-
2.	***Diphasiastrum complanatum*** Widlicz spłaszczony	-	-	-	-	VU	LC	-
3.	***Diphasiastrum tristachyum*** Widlicz cyprysowy	R	-	-	V	EN	NT	-
4.	***Diphasiastrum ×issleri*** Widlicz Isslera	-	-	-	V	CR	NT	-
5.	***Diphasiastrum ×oellgaardii*** Widlicz Øllgaarda	-	-	-	-	-	NT	-
6.	***Diphasiastrum ×zeilleri*** Widlicz Zeillera	-	-	-	V	DD	NT	-
7.	***Huperzia selago*** Wroniec widlasty	RL	-	-	[V]	NT	LC	-
8.	***Lycopodiella inundata*** Widłaczek torfowy	R	-	V	V	EN	LC	LC
9.	***Lycopodium clavatum*** Widłak goździsty	-	-	-	-	NT	LC	-
10.	***Lycopodium lagopus*** Widłak jednokłosowy	-	-	-	-	-	-	-
11.	***Spinulum annotinum*** Kolcowidłak jałowcowaty	-	-	-	-	NT	LC	-
	Selaginellales							
12.	***Selaginella helvetica*** Widliczka szwajcarska	R	I	Ex	-	RE	LC	-
13.	***Selaginella selaginoides*** Widliczka ostrozębna	-	-	-	-	-	LC	-
	Isoëtales							
14.	***Isoëtes echinospora*** Poryblin kolczasty	R	E	E	E	CR	LC	-
15.	***Isoëtes lacustris*** Poryblin jeziorny	R	V	V	V	VU	LC	LC

1981 – Jasiewicz, 1981; Ex – wymarły w Polsce, V – zagrożony wymarciem w Polsce, R – rzadki we florze Polski, do 30–40 stanowisk, RL – częsty w górach, rzadki na niżu; **1986** – Zarzycki, 1986; **1992** – Zarzycki & Szeląg, 1992; **2006** – Zarzycki & Szeląg, 2006; **2016** – Kaźmierczakowa *et al*., 2016; **2017** IUCN EU – Criado *et al*., 2017; **2023** IUCN – IUCN, 2023

uwzględnione oba gatunki poryblinów, *Isoëtes echinospora* jako E (Zarzycki & Kaźmierczakowa, 1993) i CR (Kaźmierczakowa & Zarzycki, 2001; Kaźmierczakowa *et al.,* 2014), *I. lacustris* jako V i VU (l.c.). Opracowana została także *Selaginella helvetica* jako I (Zarzycki & Kaźmierczakowa, 1993) i EX (Kaźmierczakowa & Zarzycki, 2001; Kaźmierczakowa *et al*., 2014).

Regionalne czerwone listy są zwykle przygotowywane przez lokalnych badaczy i oddają rzeczywisty stan zachowania danego gatunku w regionie. W zestawieniu uwzględnione zostały najnowsze lub najpełniejsze opracowania dla danego regionu (Tabela 6). Z powodu małego obszaru, odbiegającego od pozostałych opracowań, nie została uwzględniona czerwona lista Pojezierza Zachodniosuwalskiego (Pliszko, 2017), zawierająca *Lycopodium clavatum* w kategorii NT. W starszych opracowaniach traktowano kategorię LC jako najniższy stopień zagrożenia. Takie ujęcie nie jest zgodne z metodyką IUCN przyjmującą, że są to gatunki niezagrożone.

Zestawienie regionalnych list zawiera wszystkie taksony lykopodiofitów notowanych w Polsce poza dwoma: *Diphasiastrum ×oellgaardii* i *Lycopodium lagopus*. Zostały one odnotowane w Polsce po opublikowaniu czerwonych list regionów, w których występują, pierwszy jako takson nowy, drugi jako takson w randze gatunku (wcześniej był wyróżniany w niższej randze). Taksony te są bardzo rzadkie w kraju, co automatycznie lokuje je na regionalnych listach i na czerwonej liście Polski, a to oznacza, że obecnie nie ma w naszej florze przedstawiciela Lycopodiopsida, który byłby niezagrożony.

Tabela 6. Gatunki lykopodiofitów notowanych w Polsce – kategorie zagrożenia w ujęciach regionalnych

	Nazwa łacińska **Nazwa polska**	**P Gd**	**N Pp**	**Wp**	**K-P**	**P śr**	**W Mp**	**Kr[1]**	**L**	**D Sl**	**S**	**O Sl**	**G Sl**	**K**	**Pk**
	Lycopodiales														
1.	***Diphasiastrum alpinum*** Widlicz alpejski	-	-	-	-	-	-	-	-	VU	VU	-	RE	-	-
2.	***Diphasiastrum complanatum*** Widlicz spłaszczony	VU	VU	VU	-	LC	VU	EN	-	EN	CR	CR	EN	-	-
3.	***Diphasiastrum tristachyum*** Widlicz cyprysowy	VU	EN	CR	V	EN	CR	-	DD	CR	Ex	RE	RE	-	-
4.	***Diphasiastrum ×issleri*** Widlicz Isslera	-	-	-	-	-	-	-	-	DD	EN	-	RE	CR	-
5.	***Diphasiastrum ×oellgaardii*** Widlicz Øllgaarda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6.	***Diphasiastrum ×zeilleri*** Widlicz Zeillera	VU	VU	DD	-	EN	EN	-	DD	CR	-	CR	RE	VU	-
7.	***Huperzia selago*** Wroniec widlasty	NT	EN	EN	R	VU	VU	VU	-	LC	VU	CR	LC	-	-
8.	***Lycopodiella inundata*** Widłaczek torfowy	EN	EN	CR	V	VU	EN	Ex	EN	EN	EN	EN	EN	CR	CR
9.	***Lycopodium clavatum*** Widłak goździsty	-	-	LC[2]	-	-	-	VU	-	VU	VU	NT	LC	-	-
10.	***Lycopodium lagopus*** Widłak jednokłosowy	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11.	***Spinulum annotinum*** Kolcowidłak jałowcowaty	-	-	VU	-	-	-	VU	-	VU	VU	NT	LC	-	-
	Selaginellales														
12.	***Selaginella helvetica*** Widliczka szwajcarska	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	RE	RE[3]	-	-
13.	***Selaginella selaginoides*** Widliczka ostrozębna	-	-	-	-	-	-	-	-	CR	CR	-	-	-	-
	Isoëtales														
14.	***Isoëtes echinospora*** Poryblin kolczasty	EN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15.	***Isoëtes lacustris*** Poryblin jeziorny	VU	-	-	V	-	-	-	RE	CR	CR	-	-	-	-

PGd – Pomorze Gdańskie (Markowski & Buliński, 2004; Olszewski & Markowski, 2007); **NPp** – Nizina Południowopolska (Głowacki *et al.*, 2003); **Wp** – Wielkopolska łącznie z ziemią lubuską (Jackowiak *et al.*, 2007); **K-P** – obszar kujawsko-pomorski (Rutkowski, 1997); **Pśr** – Polska Środkowa (Jakubowska-Gabara & Kucharski, 1999), województwo łódzkie (Olaczek (Ed.), 2012); **WMp** – Wyżyna Małopolska (Bróż & Przemyski, 2009); **Kr** – byłe województwo krakowskie **(**Zając

& Zając, 1998); **L** – Lubelszczyzna (Cwener *et al*., 2016); **DSl** – Dolny Śląsk (Szczęśniak, 2008); **S** – Sudety (Fabiszewski & Kwiatkowski, 2002); **OSl** – Śląsk Opolski (Nowak *et al*., 2008); **GSl** – Górny Śląsk (Parusel & Urbisz (Eds.), 2012); **K** – Karpaty (Mirek & Piękoś-Mirkowa, 2008); **Pk** – województwo podkarpackie (Oklejewicz *et al*., 2015); [1] – zawiera tylko gatunki wymarłe i wysokiego ryzyka (EX-V); [2] – w liście nie wyróżniono kat. NT, wg opisu autorów LC jest do pewnego stopnia jej odpowiednikiem; [3] – gatunek nie występował w tym regionie, włączenie go do listy jest efektem błędnego oznaczenia.

Ochrona prawna lykopodiofitów w Polsce

Pierwsza lista roślin chronionych opublikowana w 1919 r. i wydana przez Ministerstwo Wyznań Religijnych i Oświecenia Publicznego z dnia 15 września 1919 r. o ochronie niektórych *zabytków przyrody* (MP nr 208 z 16 września 1919 r.) obejmowała sześć gatunków roślin waskularnych i były to wyłącznie rośliny nasienne. Obecnie nadrzędnym aktem prawnym, regulującym ochronę przyrody w Polsce, jest uchwalana przez Sejm Ustawa o Ochronie Przyrody. Aktualnie obowiązuje ustawa z 2004 r. Od 1946 r. w polskim prawie o ochronie gatunkowej danego taksonu rozstrzyga lista gatunków chronionych, publikowana w dzienniku ustaw przez odpowiedniego Ministra w formie rozporządzenia do Ustawy o ochronie przyrody. Dotychczas ukazało się osiem rozporządzeń:

1946 – Rozporządzenie Ministra Oświaty z dnia 29 sierpnia 1946 r. wydane w porozumieniu z Ministrem Rolnictwa i Reform Rolnych i z Ministrem Leśnictwa w sprawie wprowadzenia gatunkowej ochrony roślin; Dz.U. z 1946 r. nr 70, poz. 384.

1957 – Rozporządzenie Ministra Leśnictwa i Przemysłu Drzewnego z dnia 28 lutego 1957 r. w sprawie wprowadzenia gatunkowej ochrony roślin; Dz.U. z 1957 r. nr 15, poz. 78.

1983 – Rozporządzenie Ministra Leśnictwa i Przemysłu Drzewnego z dnia 30 kwietnia 1983 r. w sprawie wprowadzenia gatunkowej ochrony roślin; Dz.U. z 1983 r. nr 27, poz. 134.

1995 – Rozporządzenie Ministra Ochrony Środowiska, Zasobów Naturalnych i Leśnictwa z dnia 6 kwietnia 1995 r. w sprawie wprowadzenia ochrony gatunkowej roślin; Dz.U. z 1995 r. nr 41, poz. 214.

2001 – Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 11 września 2001 r. w sprawie listy gatunków roślin rodzimych dziko występujących objętych ochroną gatunkową ścisłą, częściową oraz zakazów właściwych dla tych gatunków i odstępstw od tych zakazów; Dz.U. z 2001 r. nr 106, poz. 1167.

2004 – Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 9 lipca 2004 r. w sprawie gatunków dziko występujących roślin objętych ochroną; Dz.U. z 2004 r. nr 168, poz. 1764.

2012 – Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 5 stycznia 2012 r. w sprawie ochrony gatunkowej roślin; Dz.U. z 2012 r. poz. 81.

2014 – Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 9 października 2014 r. w sprawie ochrony gatunkowej roślin; Dz.U. z 2014 r. poz. 1409.

W dwóch pierwszych rozporządzeniach podano jedną kategorię ochrony – ochronę gatunkową. W 1983 r. rozdzielono całkowitą i częściową ochronę gatunkową, przy czym ta druga dotyczyła wyłącznie roślin leczniczych i przemysłowych i miała zabezpieczać zasoby o znaczeniu gospodarczym. Od 1995 r. obowiązują dwie kategorie ochrony gatunkowej: ścisła i częściowa, a ich przypisanie do określonej grupy gatunków nie jest już związane ze znaczeniem gospodarczym.

Po przyjęciu Polski do Unii Europejskiej prawo polskie zostało dostosowane do unijnego. W przypadku ochrony gatunkowej roślin oznaczało to objęcie ochroną prawną gatunków ujętych w IV załączniku Dyrektywy Środowiskowej (https://eur-lex.europa.eu/eli/dir/1992/43/2013-07-01), uznanych za istotne dla Unii Europejskiej, jednak nie dotyczyło to żadnego spośród polskich lykopodiofitów. Znowelizowane w 2004 r. rozporządzenie objęło ochroną zdecydowanie większą liczbę gatunków niż dotychczas, wprowadzono także dodatkowe obostrzenia ochronne: priorytet ochrony przed zabiegami z zakresu gospodarki rolnej, leśnej i rybackiej (nie stosuje się odstępstw od zakazów) i nakaz ochrony czynnej, a od 2014 r. zakaz transportu w Polsce okazów gatunków roślin dziko występujących, w tym pozyskanych za granicą. W rozporządzeniu są one oznaczone odpowiednim indeksem. Od 2012 r. dla szczególnych gatunków oprócz ochrony gatunkowej wprowadzono strefę ochronną, może ona obejmować cały ekosystem (jezioro, torfowisko) lub

obszar o określonym promieniu dookoła stanowiska wskazanego gatunku. Zestawienie ujęcia lykopodiofitów w poszczególnych rozporządzeniach zawiera Tabela 7.

Tabela 7. Zestawienie gatunków lykopodiofitów objętych w Polsce ochroną prawną

	Nazwa łacińska **Nazwa polska**	**1946**	**1957**	**1983**	**1995**	**2001**	**2004**	**2012**	**2014**
	Lycopodiales								
1.	***Diphasiastrum alpinum*** Widlicz alpejski	G*	G**	C**	Ś	Ś	Ś	Ś	Ś[3]
2.	***Diphasiastrum complanatum*** Widlicz spłaszczony	G*	G**	C**	Ś	Ś	Ś	Ś	Cz
3.	***Diphasiastrum tristachyum*** Widlicz cyprysowy	G*	G**	C**	Ś	Ś	Ś	Ś	Ś
4.	***Diphasiastrum ×issleri*** Widlicz Isslera	G*	G**	C**	Ś	Ś	Ś	Ś	Ś
5.	***Diphasiastrum ×oellgaardii*** Widlicz Øllgaarda	G*	G**	C**	Ś	-	Ś	Ś	-
6.	***Diphasiastrum ×zeilleri*** Widlicz Zeillera	G*	G**	C**	Ś	Ś	Ś	Ś	Ś
7.	***Huperzia selago*** Wroniec widlasty	G*	G**	C**	Ś	Ś	Ś	Ś	Cz
8.	***Lycopodiella inundata*** Widłaczek torfowy	G*	G**	C**	Ś	Ś	Ś	Ś	Ś[3]
9.	***Lycopodium clavatum*** Widłak goździsty	G*	G**	C**	Ś	Ś	Ś	Ś	Cz
10.	***Lycopodium lagopus*** Widłak jednokłosowy	G*	G**	C**	Ś	-	Ś	Ś	-
11.	***Spinulum annotinum*** Kolcowidłak jałowcowaty	G*	G**	C**	Ś	Ś	Ś	Ś	Cz

* z wyjątkiem ich kłosów zarodnikowych wszystkie gatunki widłaków
** wszystkie gatunki, lecz z zaznaczeniem, że wolno jest ścinać kłosy zarodnikowe, ale nie wolno ich zrywać

	Selaginellales								
12.	***Selaginella helvetica*** Widliczka szwajcarska	-	-	-	-	-	Ś	Ś	-
13.	***Selaginella selaginoides*** Widliczka ostrozębna	-	-	-	-	-	Ś	Ś	Cz[3]
	Isoëtales								
14.	***Isoëtes echinospora*** Poryblin kolczasty	-	-	C	Ś	Ś	Ś[1]	Ś[1, zbiornik]	Ś[3, zbiornik]
15.	***Isoëtes lacustris*** Poryblin jeziorny	-	-	C	Ś	Ś	Ś	Ś	Ś[3]

G – ochrona gatunkowa (bez zróżnicowania ścisła-częściowa), C – ochrona całkowita, Cz – ochrona częściowa, Ś – ochrona ścisła; 2004, 2012: [1] – nie stosuje się odstępstw od zakazów (priorytet ochrony przed zabiegami z zakresu gospodarki rolnej, leśnej i rybackiej oraz usuwaniem roślin niszczących materiały lub obiekty budowlane), [2] – wymagające ochrony czynnej; 2014: [1] – gatunki wymagające ochrony czynnej, [2] – zakaz transportu w Polsce okazów gatunków roślin dziko występujących, w tym pozyskanych za granicą, [3] – nie stosuje się odstępstw od zakazów (priorytet ochrony przed zabiegami z zakresu gospodarki rolnej, leśnej i rybackiej).

Lycopodiales: objęte ochroną od 1946 r. Do 1995 r. zapis sformułowany był szeroko, ochroną objęte były wszystkie widłaki jednakozarodnikowe występujące w Polsce, bez dokładnego wskazania gatunków. Jednocześnie dopuszczalne było zbieranie ich kłosów zarodnionośnych, od 1957 r. z zastrzeżeniem, że wolno je ścinać, lecz nie wolno zrywać, co obowiązywało do 1995 r. Od tego czasu naruszanie stanu lykopodiofitów jest zabronione. W 2001 r. pojawiła się lista szczegółowo wymieniająca gatunki objęte ochroną prawną. W 2004 r. powrócono do ogólnego ujęcia, a od 2014 r. ponownie obowiązuje lista chronionych gatunków, obejmująca dziewięć taksonów. W przypadku *Diphasiastrum ×oellgaardii* oraz *Lycopodium lagopus* taki zapis wykluczył je z listy gatunków chronionych – w czasie ogłaszania opublikowanych dotychczas list taksony te nie były w Polsce wyróżniane. Ogólne ujęcie zapewniało im ochronę prawną jako

przedstawicielom rodziny Lycopodiaceae. Obecnie te bardzo rzadkie w Polsce widłaki jednakozarodnikowe nie są objęte żadną formą ochrony gatunkowej.

Dla czterech gatunków *Diphasiastrum complanatum*, *Huperzia selago*, *Lycopodium clavatum* i *Spinulum annotinum* zastosowano złagodzenie formy ochrony ze ścisłej na częściową, co przy tendencjach dynamicznych prezentowanych przez te gatunki nie wydaje się być słuszne. Stanowiska niżowe są nadal niszczone, zimozielone widłaki są m.in. zbierane do strojenia domów i kościołów na Wielkanoc (Ryc. 1.10), rośliny i siedliska niszczone są w trakcie całorocznego pozyskiwania drewna, nasilonego w ostatnich latach, dodatkowo zagrażają im wydłużające się susze letnie, będące efektem zachodzących zmian klimatycznych – w ostatniej dekadzie obserwuje się postępujące zamieranie płatów i osobników widłaków jednakozarodnikowych.



Ryc. 1.10. Kaplica na wodzie w Górecku Kościelnym przybrana girlandami z roślin zimozielonych, m.in. *Spinulum annotinum* (L.) A. Haines i *Diphasiastrum* cfr. *complanatum* (L.) Holub; a – widok ogólny, b – zbliżenie girlandy. Fot. Ewa Szczęśniak, 25.06.2009

Isoëtales: w Polsce dwa gatunki, objęte ochroną od 1983 r., początkowo częściową, obecnie ścisłą. Od 2004 r. *Isoëtes echinospora* ma priorytet ochrony przed zabiegami z zakresu gospodarki rolnej, leśnej i rybackiej, dodatkowo od 2012 r. gatunek ten ma ochronę strefową, obejmującą cały zbiornik, w którym występuje. *Isoëtes lacustris* jest ściśle chroniony, od 2014 r. jego ochrona ma priorytet przed gospodarką. Rośliny nie są niszczone bezpośrednio, zagrożone są zanikiem siedlisk i na tym powinna być skupiona ich ochrona.

Selaginellales: w Polsce rodzime dwa gatunki, włączone do listy dopiero w 2004 r. i objęte wówczas ochroną ścisłą. W 2014 r. z listy została wyłączona *Selaginella helvetica* jako gatunek wymarły w Polsce. *Selaginella selaginoides* została przesunięta do grupy gatunków chronionych częściowo, lecz w tym przypadku ochrona gatunkowa w Polsce nie ma wiodącego znaczenia, ponieważ większość populacji występuje na obszarach objętych kompleksową ochroną gatunków, siedlisk i procesów w postaci parków narodowych.

1.4. Metodyka stosowana w opracowaniu

Ewa Szczęśniak

Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Botaniki

Przyjęta w opracowaniu systematyka lykopodiofitów jest zgodna z opublikowaną przez *Pteridophyte Phylogeny Group* (PPG I, 2016). Opracowanie zawiera opisy klasy, rzędów, rodzin i rodzajów; dla rodzajów został także podany gatunek typowy wg PPG I. W przypadku jednostek monotypowych opis pojawia się raz, pod najniższą jednostką. Opisy obejmują systematykę, nomenklaturę, morfologię, różne aspekty dotyczące biologii oraz klucz do oznaczania niższych jednostek w obrębie danego taksonu.

Uwzględnione zostały wszystkie taksony odnotowane w Polsce w siedliskach naturalnych i antropogenicznych. Ponadto zamieszczono taksony notowane w naturze w państwach ościennych, w rejonach o warunkach siedliskowych zbliżonych do Polski. Gatunki obce zostały ujęte w kluczach; dodano także ich szczegółowe opisy, aby możliwa była ich identyfikacja, gdyby pojawiły się w naturze na terenie Polski. Rodzaje i gatunki podawane dotychczas w Polsce są numerowane, gatunki obce dla flory polskiej wyróżniono gwiazdką (*) przy nazwie taksonu, gatunki notowane w krajach ościennych nie mają nadanego numeru. Dołączone zostały także opisy gatunków obcych, stwierdzonych lub uprawianych w Polsce. Opisy gatunków, znanych wyłącznie z uprawy są umieszczone poniżej opisów gatunków podawanych z natury, dołączony opis jest skrócony i zawiera jedynie podstawowe informacje. Klucz do wszystkich taksonów znajduje się na końcu części ogólnej opracowania (Rozdział 1.5); cząstkowe klucze do poszczególnych jednostek umieszczone są także na początku ich charakterystyki. Na końcu opracowania znajdują się indeksy nazw łacińskich i polskich oraz słownik terminów naukowych. Literatura cytowana w całości opracowania jest zestawiona w porządku alfabetycznym na końcu tomu. Publikacje, które zostały uwzględnione w spisie literatury, a nie są bezpośrednio cytowane w tekście, zostały wykorzystane do aktualizacji map rozmieszczenia poszczególnych taksonów w Polsce – w spisie literatury zaznaczone są gwiazdką (*) przed nazwiskiem autora.

Szczegółowe opisy gatunków zawierają następujące punkty:

Systematyka i nomenklatura

Jednostki taksonomiczne wyższego rzędu (rodzaje, rodziny, rzędy, klasy) zostały przyjęte za opracowaniem zespołu *Pteridophyte Phylogeny Group* (PPG I, 2016) oraz pracą Chena i zespołu

Szczęśniak, E. (2023). 1.4. Metodyka stosowana w opracowaniu. W: E. Szczęśniak, E. M. Gola, & E. Zenkteler (Red.) (2023). Lykopodiofity Polski – Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales. *Monographiae Botanicae*, 110, 57–65, Polish Botanical Society. https://doi.org/10.5586/978-83-963503-9-8

(Chen *et al.*, 2022). Nomenklatura rodzajów jest zgodna z PPG I (2016), gatunków z *Checklist of Ferns and Lycophytes of the World* (*World Ferns*; Hassler, 2023). Dla każdego taksonu została podana pełna nazwa łacińska, nazwa polska i miejsce pierwszego ważnego opublikowania opisu gatunku. Jeżeli został wyznaczony typ lub lektotyp opisowy, wówczas uwzględniono to w opisie taksonu. Dla gatunków linneuszowskich źródłem było opracowanie Jonsell & Jarvis (1993) oraz wyniki kwerend opublikowane na stronie projektu *The Linnaean Plant Name Typification Project* (https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/linnaean-typifi cation/search/index.dsml).

Klasa: LYCOPODIOPSIDA Bartl.

Rząd: LYCOPODIALES DC. ex Bercht. & J. Presl

Rodzina: 1. Lycopodiaceae P. Beauv. in Mirb.

Podrodzina: **Huperzioideae** W. H. Wagner & Beitel ex B. Øllg.

rodzaj 1. ***Huperzia*** Bernh. – **wroniec**

1. *H. selago* (L.) Bernh. – w. widlasty

Podrodzina: **Lycopodielloideae** W. H. Wagner & Beitel ex B. Øllg.

rodzaj 2. ***Lycopodiella*** Holub – **widłaczek**

2. *L. inundata* (L.) Holub – w. torfowy

Podrodzina: **Lycopodioideae** W. H. Wagner & Beitel ex B. Øllg.

rodzaj 3. ***Diphasiastrum*** Holub – **widlicz**

3. *D. complanatum* (L.) Holub – w. spłaszczony
4. *D. tristachyum* (Pursh.) Holub – w. cyprysowy
5. *D. ×zeilleri* (Rouy) Holub – w. Zeillera
6. *D. alpinum* (L.) Holub – w. alpejski
7. *D. ×issleri* (Rouy) Holub – w. Isslera
8. *D. ×oellgaardii* Stoor, Boudrie, Jérôme, Horn & Bennert – w. Øllgaarda

rodzaj 4. ***Spinulum*** A. Haines – **kolcowidłak**

9. *S. annotinum* (L.) A. Haines – k. jałowcowaty

rodzaj 5. ***Lycopodium*** L. – **widłak**

10. *L. clavatum* L. – w. goździsty
11. *L. lagopus* (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen. – w. jednokłosowy

Rząd: SELAGINELLALES Prantl

Rodzina: 2. Selaginellaceae Willk.

rodzaj 6. ***Selaginella*** P. Beauv. – **widliczka**

12. *S. selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart. – w. ostrozębna
13. *S. helvetica* (L.) Spring – w. szwajcarska
14. **S. apoda* (L.) C. Morren – w. bezłodygowa

S. kraussiana (Kunze) A. Br. – w. Kraussa
S. martensii Spring – w. Martensa
S. denticulata (L.) Spring – w. śródziemnomorska

Rząd: ISOËTALES Prantl

Rodzina: 3. Isoëtaceae Dumort.

rodzaj 7. ***Isoëtes*** L. – **poryblin**

15. *I. lacustris* L. – p. jeziorny
16. *I. echinospora* Durieu – p. kolczasty

Synonimy zostały zestawione w oparciu o dostępne publikacje oraz bazy *World Ferns* (Hassler, 2023) i *Plants of the World Online* (POWO, 2023), a także *Euro+Med PlantBase* (2023) i *Integrated Taxonomic Information System* (ITIS, 2022; https://www.itis.gov/). Analizę zmian nomenklatorycznych wykonano na podstawie historycznych materiałów, cytowanych w tekście. Tłumaczenia nazw łacińskich podano na podstawie pracy *Pochodzenie łacińskich*

nazw roślin polskich (Rejewski, 1996), *Nazwy roślin* (Rejewski, 2016) oraz *Słownika łacińsko-polskiego* (Plezia, 1959–1979).

Opisy morfologii sporofitów i gametofitów, ich zmienność morfologiczna

Podstawowym źródłem danych morfologicznych było opracowanie lykopodiofitów (Dostál, 1984a, 1984b, 1984c) w dziele *Gustav Hegi: Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, ponadto *Flora Europaea* (Tutin *et al.*, 1993), *Flora of North America* [Flora of North America Editorial Committee (Eds.) (1993+)], *Flora of China* (Wu *et al.*, 2013), *Květena ČSR* (Hejný & Slavík, 1988) oraz opracowania oryginalne, poświęcone poszczególnym taksonom. Autorzy uwzględniali także własne obserwacje i badania.

Cytologia

Podstawowym źródłem danych była baza *Chromosome Count Database* (Rice *et al.*, 2015) oraz materiały publikowane dla poszczególnych taksonów.

Biologia i ekologia

Dane dotyczące biologii i ekologii opisywanych taksonów pochodzą głównie ze źródeł wymienionych powyżej (przy opisie morfologicznym), dodatkowo uwzględniane były informacje z prac Oberdorfera (1994–2004), Rothmalera (2002), Zarzyckiego *et al.* (2002) i szczegółowych źródeł cytowanych w tekście. Liczby wskaźnikowe Ellenberga przyjęto wg skali Zarzyckiego *et al.* (2002), wartości zmodyfikowano wg Tichý'ego *et al.* (2023) oraz wg wiedzy autorów opracowania. Dla *Diphasiastrum* ×*oellgaardii* i *Lycopodium lagopus* wartości wskaźników dla Polski wyznaczono na podstawie zajmowanych siedlisk.

L – wskaźnik światła

1 – rośliny głębokiego cienia (cieniożądne), padające światło jest mniejsze niż 1% dostępnego w siedlisku otwartym lub epizodycznie do 30%,
2 – rośliny cieniolubne, padające światło jest mniejsze niż 5% dostępnego w siedlisku otwartym, tolerują wyższe wartości,
3 – rośliny półcienia, wyjątkowo rosną w pełnym słońcu, zwykle nie więcej niż 10% światła rozproszonego, dostępnego w siedlisku otwartym,
4 – rośliny światłolubne, rosnące w pełnym nasłonecznieniu, lecz tolerujące spadek do 40% światła rozproszonego, dostępnego w siedlisku otwartym,
5 – rośliny pełnego słońca (światłożądne), pełne nasłonecznienie, nie mniej niż 50% światła rozproszonego, dostępnego w siedlisku otwartym.

T – wskaźnik temperatury

1 – rośliny silnie zimnolubne (zimnożądne), występują wyłącznie w strefie alpejskiej i niwalnej,
2 – rośliny zimnolubne, występujące głównie w strefie subalpejskiej i regla górnego,
3 – rośliny siedlisk termicznie umiarkowanych, występujące na niżu i w reglu dolnym,
4 – rośliny ciepłolubne, ciepłe siedliska niżu i piętra pogórza,
5 – rośliny silnie ciepłolubne (ciepłożądne), o wysokich wymaganiach termicznych, rosnące na niżu i wyżynach w siedliskach o specyficznym mikroklimacie.

H – wskaźnik wilgotności

1 – rośliny siedlisk bardzo suchych,
2 – rośliny siedlisk suchych lub okresowo suchych,
3 – rośliny siedlisk świeżych, niezalewanych/niewysychających okresowo,
4 – rośliny siedlisk wilgotnych,
5 – rośliny siedlisk mokrych,
6 – rośliny wodne.

R – wskaźnik odczynu podłoża

1 – rośliny silnie kwaśnolubne (pH<4), zwykle niewystępujące na glebach słabo kwaśnych,
2 – rośliny kwaśnolubne (4<pH<5), wyjątkowo występujące na siedliskach obojętnych,
3 – rośliny umiarkowanie kwaśnolubne (5<pH<6), rzadko rosnące na siedliskach silnie kwaśnych lub obojętnych,
4 – rośliny gleb obojętnych (6<pH<7), rosnące także na podłożach słabokwaśnych i słabozasadowych, nigdy na podłożach silnie kwaśnych,
5 – rośliny zasadolubne (pH>7), rosnące wyłącznie na podłożu bogatym w węglan wapnia.

Tr – wskaźnik żyzności

1 – rośliny skrajnie oligotroficzne,
2 – rośliny oligotroficzne, rzadko występujące na siedliskach mezotroficznych,
3 – rośliny mezotroficzne, rzadko rosnące na siedliskach oligo- i eutroficznych,
4 – rośliny eutroficzne, wyjątkowo rosnące na siedliskach uboższych,
5 – rośliny silnie eutroficzne, rosnące na podłożu o bardzo dużej zawartości nutrientów i siedliskach przenawożonych.

S – wskaźnik zasolenia

Ponieważ żaden z opisywanych lykopodiofitów nie toleruje zasolenia, dla wszystkich tych taksonów wskaźnik wynosi 0.

Zbiorowiska roślinne

Wykaz obejmuje klasy, w których w Polsce stwierdzono obecność lykopodiofitów. Wykaz wyższych syntaksonów jest zgodny z pracą *Statistical determination of diagnostic, constant and dominant species of the higher vegetation units of Poland* (Kącki *et al.*, 2013). Nomenklatura wyższych syntaksonów została zaktualizowana zgodnie z opracowaniem *Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities* (Mucina *et al.*, 2016) i częściowo skorygowana według opracowania FloraVeg.EU (2023) wykonanego przez Vegetation Science Group oraz European Vegetation Survey. W przypadku nazw zespołów roślinnych, ze względu na brak opracowania synonimizującego nazewnictwo dla Europy, a nawet Polski, podane są nazwy, które zostały wymienione w cytowanych opracowaniach.

Zbiorowiska wód słodkich i ich brzegów
Cl. *LITTORELLETEA UNIFLORAE* Br.-Bl. et Tüxen ex Westhoff *et al.* 1946
O. *Littorelletalia uniflorae* Koch ex Tx. 1937
All. *Subularion aquaticae* Hadač 1971
All. *Lobelion dortmannae* Vanden Berghen 1964
All. *Littorellion uniflorae* Koch ex Klika 1935
All. *Sphagno-Utricularion* Müller et Görs 1960
All. *Scorpidio-Utricularion minoris* Pietsch 1965

Cl. *ISOËTO-NANOJUNCETEA* Br.-Bl. et Tüxen ex Br.-Bl. *et al.* 1952
O. *Nanocyperetalia* Klika 1935
All. *Radiolion linoidis* Pietsch 1973
All. *Eleocharition ovatae* Philippi 1968
All. *Verbenion supinae* Slavić 1951

Źródliska, młaki i torfowiska
Cl. *SCHEUCHZERIO PALUSTRIS-CARICETEA FUSCAE* Tx. 1937
O. *Caricetalia davallianae* Br.-Bl. 1949
All. *Caricion davallianae* Klika 1934

O. *Sphagno warnstorfii-Tomentypnetalia* Lapshina 2010
All. *Sphagno-Tomentypnion* Dahl 1956
O. *Caricetalia fuscae* W. Koch 1926
All. *Caricion fuscae* Koch 1926
All. *Sphagno-Caricion canescentis* Passarge (1964) 1978
O. *Scheuchzerietalia palustris* Nordhagen ex Tx. 1937
All. *Scheuchzerion palustris* Nordhagen ex Tx. 1937

Cl. *OXYCOCCO-SPHAGNETEA* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff *et al.* 1946
O. *Erico-Ledetalia palustris* Tx. 1937
All. *Oxycocco palustris-Ericion tetralicis* Nordhagen ex Tx. 1937
O. *Sphagnetalia medii* Kästner et Flössner 1933
All. *Oxycocco microcarpi-Empetrion hermaphroditi* Nordhagen ex Du Rietz 1954
All. *Sphagnion medii* Kästner et Flössner 1933

Łąki, murawy bliźniczkowe i wrzosowiska niżowe i podgórskie
Cl. *MOLINIO-ARRHENATHERETEA* Tx. 1937
O. *Arrhenatheretalia* Tx. 1931
All. *Arrhenatherion elatioris* Koch 1926
All. *Phyteumato-Trisetion* Ellmauer et Mucina 1993
All. *Cynosurion cristati* Tx. 1947
All. *Alchemillo-Ranunculion repentis* Passarge 1979
O. *Poo alpinae-Trisetetalia* Ellmauer et Mucina 1993
All. *Triseto flavescentis-Polygonion bistortae* Br.-Bl. et Tx. ex Marschall 1947
All. *Poion alpinae* Gams ex Oberd. 1950
All. *Poion supinae* Rivas-Mart. et Géhu 1978
O. *Molinietalia caeruleae* Koch 1926
All. *Molinion caeruleae* Koch 1926
All. *Calthion palustris* Tx. 1937
All. *Deschampsion caespitosae* Horvatić 1930
O. *Filipendulo ulmariae-Lotetatia uliginosi* Passarge 1975
All. *Filipendulo-Petasition* Br.-Bl. ex Duvigneaud 1949
All. *Veronico longifoliae-Lysimachion vulgaris* (Passarge 1977) Bal.-Tul. 1981
All. *Filipendulion ulmariae* Segal ex Westhoff et Den Held 1969
All. *Mentho longifoliae-Juncion inflexi* T. Muller et Gors ex de Foucult 2009
O. *Potentillo-Polygonetalia avicularis* Tx. 1947
All. *Potentillion anserinae* Tx. 1947
All. *Loto tenuis-Trifolion fragiferi* Westhoff et Den Held ex de Foucault 2009

Cl. *NARDETEA STRICTAE* Rivas Goday et Borja Carbonell in Rivas Goday et Mayor Lopez 1966
O. *Nardetalia strictae* Preising 1950
All. *Violion caninae* Schwickerath 1944
All. *Nardo-Juncion squarrosi* (Oberd. 1957) Passarge 1964
All. *Nardo-Agrostion tenuis* Sillinger 1933

Cl. *CALLUNO-ULICETEA* Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944
O. *Vaccinio myrtilli-Genistetalia pilosae* Schubert ex Passarge 1964
All. *Empetrion nigri* Schubert ex Westhoff et Den Held 1969
All. *Calluno-Genistion pilosae* P. Duvigneaud 1945
All. *Euphorbio-Callunion* Schubert ex Passarge 1964
All. *Genisto pilosae-Vaccinion* Br.-Bl. 1926
O. *Vaccinio-Juniperetalia communis* Passarge 1972
All. *Vaccinio-Juniperion communis* Passarge in Passarge et G. Hofmann1986

Ciepłolubne murawy i okrajki

Cl. *FESTUCO-BROMETEA* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947

O. *Brachypodietalia pinnati* Korneck 1974

All. *Bromion erecti* Koch 1926

All. *Cirsio-Brachypodion pinnati* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944

All. *Filipendulo vulgaris-Helicotrichion pratensis* Dengler et Löbel in Dengler *et al.* 2003

O. *Festucetalia valesiacae* Soó 1927

All. *Festucion valesiacae* Klika 1931

All. *Koelerio-Phleion phleoidis* Korneck 1974

O. *Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis* Pop 1968

All. *Alysso-Festucion pallentis* Moravec in Holub *et al.* 1967

Zbiorowiska górskie (strefy subalpejskiej i alpejskiej) krzewiaste i zielne

Cl. *ROSO PENDULINAE-PINETEA MUGO* Theurillat in Theurillat *et al.* 1995

O. *Junipero-Pinetalia mugo* Boşcaiu 1971

All. *Pinion mugo* Pawłowski *et al.* 1928

Cl. *LOISELEURIO PROCUMBENTIS-VACCINIETEA* Eggler ex Schubert 1960

O. *Rhododendro ferruginei-Vaccinietalia* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

All. *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

All. *Vaccinion myrtillii* Krajina 1933

Cl. *JUNCETEA TRIFIDI* Hadač in Klika et Hadač 1944

O. *Juncetalia trifidi* Daniëls 1994

All. *Nardo-Caricion rigidae* Nordhagen 1943

O. *Caricetalia curvulae* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

All. *Juncion trifidi* Krajina 1933

Cl. *ELYNO-SESLERIETEA* Br.-Bl. 1948

O. *Seslerietalia caeruleae* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

All. *Caricion firmae* Gams 1936

All. *Seslerion tatrae* Pawłowski 1935 *corr.* Klika 1955

Lasy i zarośla liściaste

Cl. *CARPINO-FAGETEA SYLVATICAE* Jakucs ex Passarge 1968

O. *Luzulo-Fagetalia sylvaticae* Scamoni et Passarge 1959

All. *Luzulo-Fagion sylvaticae* Lohmeyer et Tx. in Tx. 1954

O. *Fagetalia sylvaticae* Pawłowski *et al.* 1928

All. *Fagion sylvaticae* Luquet 1926

O. *Carpinetalia betuli* P. Fukarek 1968

All. *Carpinion betuli* Issler 1931

O. *Aceretalia pseudoplatani* Moor 1976

All. *Tilio-Acerion* Klika 1955

All. *Melico-Tilion platyphylli* Passarge et G. Hofmann 1968

Cl. *QUERCETEA PUBESCENTIS* Doing Kraft ex Scamoni et Passarge 1959

O. *Quercetalia pubescentis-petraeae* Klika 1933

All. *Quercion petraeae* Issler 1931

All. *Quercion pubescenti-petraeae* Br.-Bl. 1932

Cl. *QUERCETEA ROBORI-PETRAEAE* Br.-Bl. et Tx. ex Oberd. 1957

O. *Quercetalia roboris* Tx. 1931

All. *Quercion roboris* Malcuit 1929

All. *Agrostio-Quercion petraeae* Scamoni et Passarge 1959

Cl. *ALNO GLUTINOSAE-POPULETEA ALBAE* P. Fukarek et Fabijanić 1968
O. *Alno-Fraxinetalia excelsioris* Passarge 1968
All. *Alnion incanae* Pawłowski *et al.* 1928
All. *Fraxino-Quercion roboris* Passarge 1968

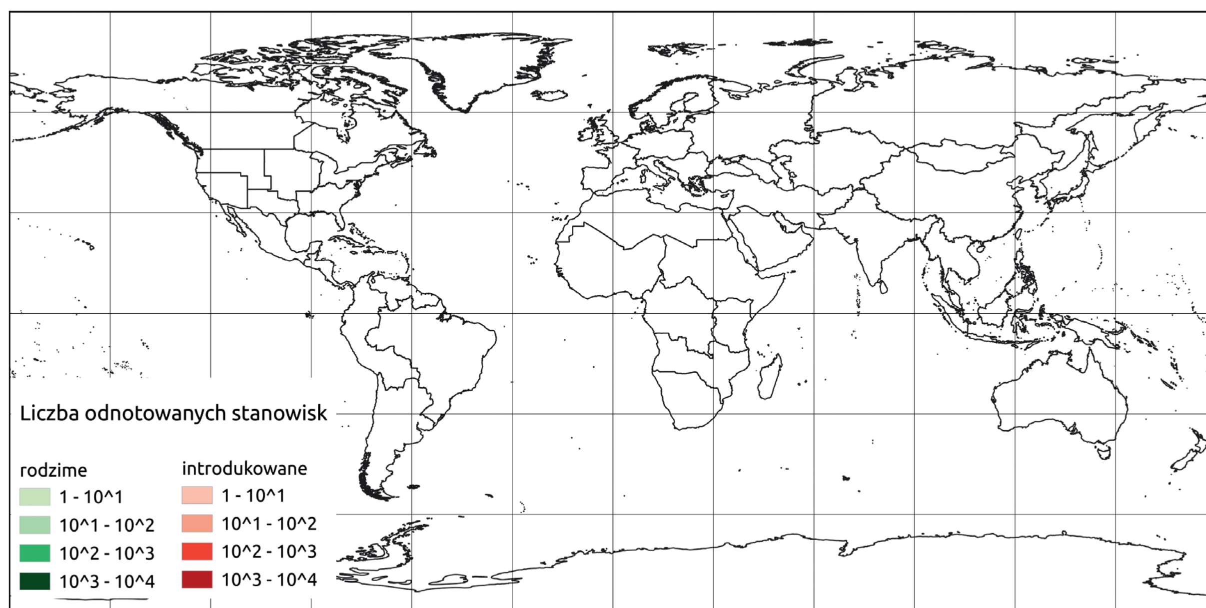
Cl. *ALNETEA GLUTINOSAE* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff *et al.* 1946
O. *Alnetalia glutinosae* Tx. 1937
All. *Alnion glutinosae* Malcuit 1929
O. *Salici pentandrae-Betuletalia pubescentis* Clausnitzer in Dengler *et al.* 2004
All. *Salici pentandrae-Betulion pubescentis* Clausnitzer in Dengler *et al.* 2004
O. *Sphagno-Betuletalia pubescentis* Scamoni et Passarge 1959
All. *Betulion pubescentis* Lohmeyer et Tx. ex Oberd. 1957

Bory

Cl. *VACCINIO-PICEETEA* Br.-Bl. in Br.-Bl. *et al.* 1939
O. *Piceetalia excelsae* Pawłowski *et al.* 1928
All. *Piceion excelsae* Pawłowski *et al.* 1928
O. *Pinetalia sylvestris* Oberd. 1957
All. *Dicrano-Pinion* (Libbert 1933) W. Matuszkiewicz 1962
O. *Vaccinio myrtilli-Betuletalia pubescentis* Mucina et Willner in Mucina *et al.* 2016
All. *Betulion carpatico-pubescentis* Rivas-Mart. et M. Costa in Rivas-Mart. *et al.* 2002
O. *Athyrio filicis-feminae-Piceetalia* Hadač in Hadač *et al.* 1969
All. *Chrysanthemo rotundifolii-Piceion* (Krajina1933) Brezina et Hadač in Hadač 1962
All. *Abieti-Piceion* (Br.-Bl. in Br.-Bl. *et al.* 1939) Soó 1964
O. *Vaccinio uliginosi-Pinetalia sylvestris* Passarge 1968
All. *Vaccinio uliginosi-Pinion sylvestris* Passarge 1968
All. *Eriophoro-Piceion abietis* Passarge 1968

Zasięg geograficzny taksonu

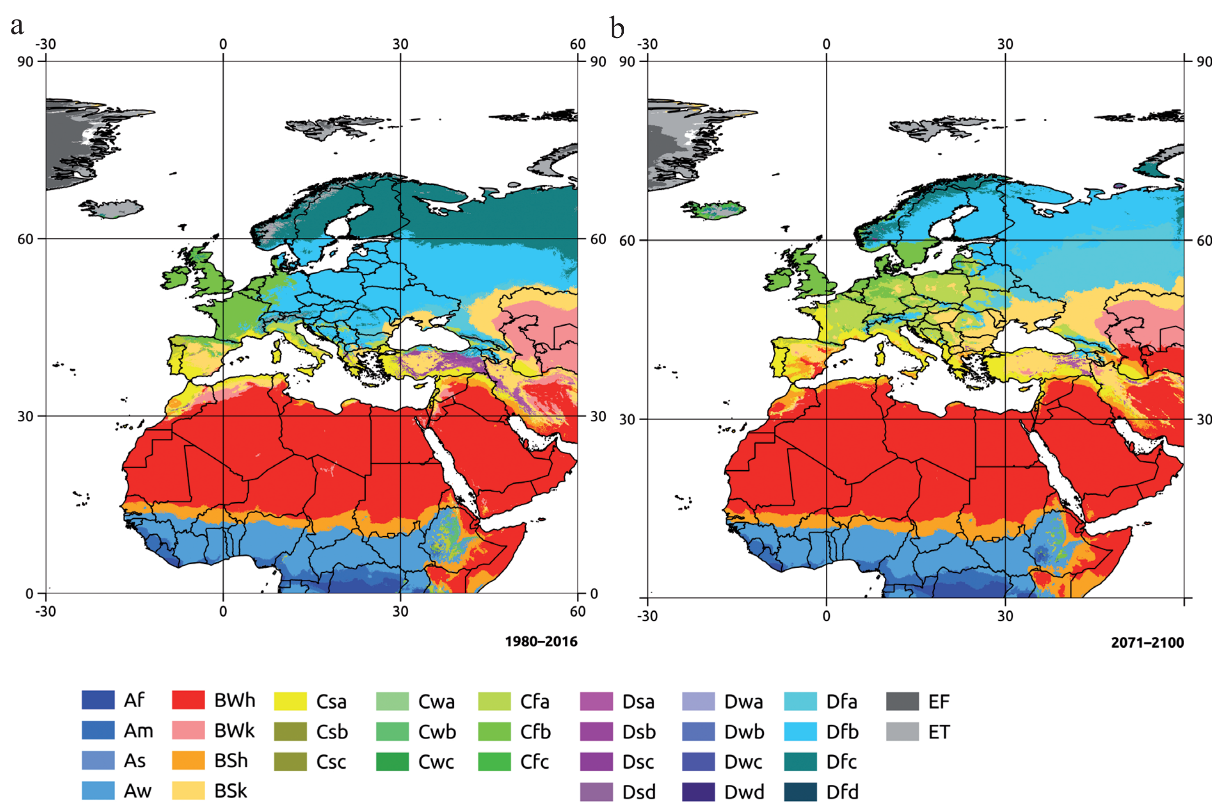
Mapy rozmieszczenia na świecie zostały wykonane na podstawie map publikowanych w *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, 2023; https://www.gbif.org/) na podkładzie GBIF z wykorzystaniem oprogramowania rgbif package (Chamberlain *et al.*, 2023; Ryc. 1.11).



Ryc. 1.11. Odwzorowanie świata, przyjęte w mapach zasięgu geograficznego gatunków (GBIF, 2023)

Usunięto punkty wątpliwe oraz będące ewidentnymi błędami lokalizacji używając CoordinateCleaner package (Zizka *et al.*, 2022) i skorygowano na podstawie POWO (2023) i lokalnych flor. Mapy wykonano w sieci sześciokątów z uwzględnieniem liczby punktów odnotowanych w poligonach, używając *QGIS Geographic Information System* (QGIS, 2023). Mapy dają ogólny pogląd odnośnie rozmieszczenia taksonów. W ocenie rozmieszczenia taksonów w przyjętym systemie należy uwzględnić, że znacznie wyższa liczba stanowisk odnotowana dla Europy wynika ze stopnia zbadania tego obszaru. Dla części gatunków mapy odnoszą się do zasięgu gatunku s.l.; zasięgi gatunku s.s. wymagają szczegółowych badań i korekty w związku z wydzieleniem nowych (prawdopodobnie wikaryzujących) gatunków.

Dodatkowo należy mieć na względzie zachodzące globalne zmiany klimatyczne i przesuwanie się stref klimatycznych (Ryc. 1.12) oraz związanych z nimi zasięgów geograficznych oraz wysokościowych (Beck *et al.*, 2018, 2020). Podane w niektórych opracowaniach dokładne limity zasięgów wysokościowych wymagają weryfikacji, podobnie jak granice zasięgów geograficznych.



Ryc. 1.12. Zasięg typów klimatu wg klasyfikacji Köppena-Geigera: a – w latach 1980–2016, b – symulacja na lata 2071–2100, zmodyfikowane wg Beck *et al.*, 2018, 2020

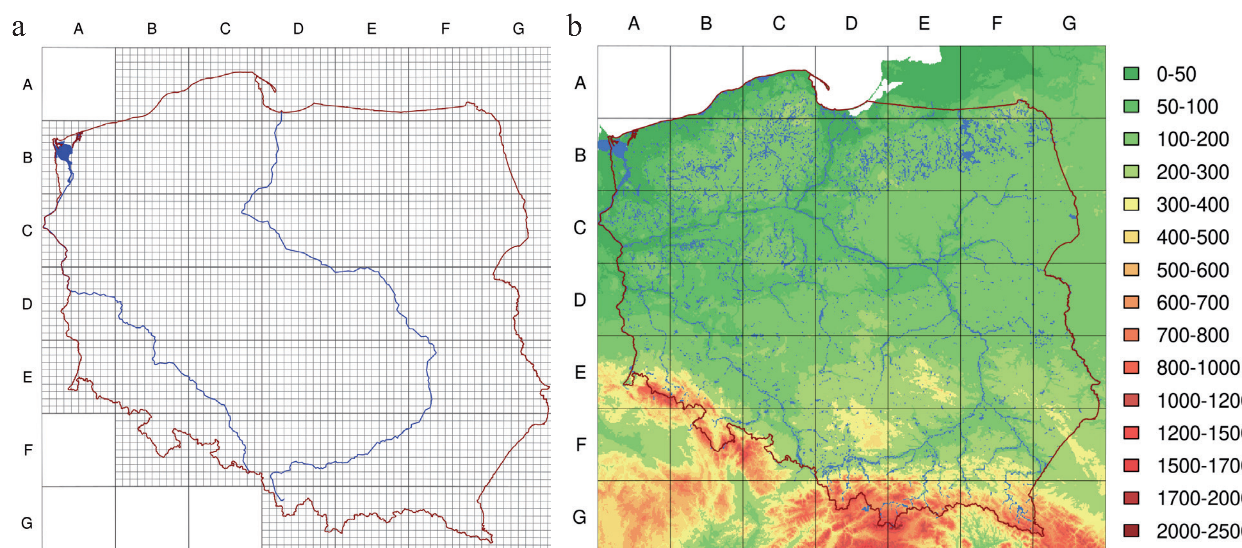
Legenda: **A** – klimaty tropikalne: f – deszczowy (lasów deszczowych), m – monsunowy, s – sawannowy z suchym latem, w – sawannowy z suchą zimą; **B** – klimaty suche: W – aridowe (pustynne), S – subaridowe lub stepowe, h – gorące, k – chłodne; **C** – umiarkowany, **D** – kontynentalny: w – z suchą zimą, f – bez sezonu suchego, s – z suchym latem, a – z gorącym latem, b – z ciepłym latem, c – z chłodnym latem, d – z bardzo zimną zimą; **E** – klimaty polarne: T – tundrowy, F – z pokrywą lodową

Rozmieszczenie w Polsce

Mapy zostały wykonane w systemie ATPOL 10 × 10 km (Ryc.1.13a) na podkładzie hipsometrycznym (Ryc. 1.13b). Podstawowe mapy otrzymano od prof. dr. hab. Adama Zająca z Pracowni Chorologii Uniwersytetu Jagiellońskiego. Mapy zostały zaktualizowane w trakcie opracowywania poszczególnych taksonów.

Substancje zapasowe, metabolity i zastosowania

Podstawą opracowania były publikowane materiały chemiczne, farmakologiczne i etnobotaniczne, cytowane w opisach poszczególnych taksonów.



Ryc. 1.13. Mapa Polski. a – Polska w sieci kwadratów ATPOL 10 × 10 km (Zając & Zając, 2001), b – mapa hipsometryczna Polski z nałożoną siecią kwadratów ATPOL 100 × 100 km

Kategorie zagrożenia

Podsumowanie stanu zachowania i stopnia zagrożenia danego gatunku wykonano na podstawie zestawionych danych (tzw. czerwonych list) Polski, Europy i świata oraz zestawienia list regionalnych, opublikowanych dla jednostek obszarowych różnej rangi w granicach Polski (patrz: rozdział 1.3).

Ochrona

Historię ochrony i aktualny status taksonów w Polsce przygotowano na podstawie zestawienia treści kolejnych Rozporządzeń ministerialnych z listami chronionych gatunków roślin (patrz: rozdział 1.3). Kody siedlisk chronionych w systemie Natura 2000, w których stwierdzono dany gatunek, są zgodne z *Interpretation Manual of European Union Habitats* (2007); https://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/docs/2007_07_im.pdf

Wykaz skrótów

All. – związek (Alliance, w zbiorowiskach roślinnych)
b. – bardzo
Cl. – klasa (Class, w zbiorowiskach roślinnych)
dł. – długi/długość
f. – forma
gr. – grosz
grec. – grecki
kat. – kategoria
łac. – łaciński
O. – rząd (Order, w zbiorowiskach roślinnych)
pd. – południowy/południe
PN – Park Narodowy
pn. – północny/północ
sp. – gatunek (species)
subgen. – podrodzaj (subgenus)
subsp. – podgatunek (subspecies)
szer. – szeroki/szerokość
śr. – średnica
var. – odmiana (varietas)
wsch. – wschodni/wschód
wys. – wysoki/wysokość
zach. – zachodni/zachód

1.5. Klucz do oznaczania lykopodiofitów występujących w Polsce

Ewa Szczęśniak[1], Anna Pacyna[2], Wojciech J. Szypuła[3], Edyta M. Gola[4], Józef Szmeja[5]

[1] Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Botaniki
[2] Uniwersytet Jagielloński, Instytut Botaniki
[3] Warszawski Uniwersytet Medyczny, Wydział Farmaceutyczny, Katedra i Zakład Biologii Farmaceutycznej
[4] Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Biologii Rozwoju Roślin
[5] Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii, Katedra Ekologii Roślin

Lykopodiofity: sporofity zielone, mikrofile z jedną nierozgałęzioną wiązką waskularną, zróżnicowane na trofofile i sporofile, zarodnie w pachwinie lub po stronie doosiowej sporofili, lub w jamkach w ich nasadzie, pękają wzdłużnie.

Klucz do oznaczania lykopodiofitów

1. Rośliny lądowe, najwyżej siedlisk wilgotnych. Pędy płożące i wzniesione lub tylko wzniesione, dichotomicznie porozgałęziane. Mikrofile drobne, do 1 cm dł., wąskie i lancetowate lub łuskowate, lub cienkie i delikatne, rozmieszczone równomiernie wzdłuż pędu, zarodnie w kątach sporofili, widoczne po odchyleniu sporofila..**2.**

2. Mikrofile bez języczka, zarodnie jednakowe, zarodniki niezróżnicowane
LYCOPODIALES,
Lycopodiaceae

3. Wszystkie pędy wzniesione. Brak wykształconych kłosów zarodnionośnych, zarodnie na krótkich trzoneczkach w kątach sporofili podobnych do trofofili, zebranych na pędzie w strefy zarodnionośne; sporofile po wysypaniu zarodników nie zamierają (prowadzą fotosyntezę)
Huperzioideae W. H. Wagner & J. M. Beitel ex B. Øllg.

1. ***Huperzia*** Holub – **Wroniec**

1. ***H. selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart. – **W. widlasty**

3.* Pędy zróżnicowane na płożące i wzniesione. Sporofile różne od trofofili, zebrane w kłosy zarodnionośne, zamierające po wysypaniu zarodników ....**4.**

Szczęśniak, E., Pacyna, A., Szypuła, W. J., Gola, E. M., & Szmeja, J. (2023). 1.5. Klucz do oznaczania lykopodiofitów występujących w Polsce. W: E. Szczęśniak, E. M. Gola, & E. Zenkteler (Red.) (2023). Lykopodiofity Polski – Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales. *Monographiae Botanicae,* 110, 67–70, Polish Botanical Society. https://doi.org/10.5586/978-83-963503-9-8

4. Pędy wzniesione nierozgałęzione, krótkie (do 10 cm wys.). Mikrofile na pędach pełzających i wzniesionych jednakowe. Kłosy zarodnionośne siedzące bez wyraźnej granicy do części płonnej, sporofile tylko nieznacznie różniące się od trofofili, rośliny niewielkie, krótko żyjące **Lycopodielloideae** W. M. Wagner & J. M. Beitel ex B. Øllg.

2. ***Lycopodiella*** Holub – **Widłaczek**

2. ***L. inundata*** (L.) Holub – **W. torfowy**

4.* Pędy wzniesione rozgałęzione, często krzaczkowate, wysokie do 25(27) cm. Kłosy zarodnionośne na szypułach (nieraz b. krótkich) lub siedzące, wyraźnie odgraniczone od części płonnej. Sporofile wyraźnie różne od trofofili, rośliny długo żyjące, mogą pokrywać znaczne powierzchnie

Lycopodioideae W. H. Wagner & J. M. Beitel ex B. Øllg.

5. Mikrofile na wzniesionych pędach płonnych łuskowate, drobne, ustawione w czterech rzędach, nakrzyżlegle

3. ***Diphasiastrum*** Holub – **Widlicz**

6. Kłosy zarodnionośne zawsze na długich szypułach ....**7.**

7. Płonne pędy szerokie ±(1,5)2,1–3(4) mm, spłaszczone. Strona brzuszna (odosiowa) pędu zupełnie płaska. Zbiegające części mikrofili brzusznych niezaznaczone (niewidoczne), ich wolne części bardzo delikatne, płaskie, trójkątne, w nasadzie nagle rozszerzone, przeważnie silnie przylegające do łodygi, krótkie, przeważnie krótsze od wolnych części mikrofili grzbietowych i od ½ dł. międzywęźla

3. ***D. complanatum*** (L.) Holub – **W. spłaszczony**

7*. Płonne pędy węższe, do ± 1,7 mm, nie tak płaskie jak poprzednie, strona brzuszna (odosiowa) pędu ± wypukła. Zbiegające części mikrofili brzusznych widoczne, ich wolne części wypukłe, wydłużone, trójkątne, równomiernie rozszerzające się ku nasadzie, prawie równe lub dłuższe od wolnych części mikrofili grzbietowych i zwykle ≥ ½ dł. międzywęźla ....**8.**

8. Płonne pędy b. wąskie, do ± 1,4 mm. Strona grzbietowa (doosiowa) pędu silnie wypukła, strona brzuszna z silnie wypukłymi mikrofilami brzusznymi, przez co obie strony do siebie podobne. Nasada mikrofili brzusznych szeroka w stosunku do szerokości pędu. Mikrofile grzbietowe szerokie, przeważnie ≥ ½ szer. pędu

4. ***D. tristachyum*** (Pursh) Holub – **W. cyprysowy**

8.* Takson pośredni pomiędzy dwoma poprzednimi. Płonne pędy szersze niż u *D. tristachyum*, do 1,7 mm i mniej wypukłe. Nasada mikrofili brzusznych wąska. Wolne części mikrofili grzbietowych węższe od ½ szer. międzywęźla

5. ***D.*** **×*zeilleri*** (Rouy) Holub – **W. Zeillera**

6.* Kłosy zarodnionośne siedzące, rzadziej na krótkich szypułach do 2,5(5) cm dł. ....**7.**

7. Kłosy zarodnionośne zawsze siedzące. Płonne pędy przez układ mikrofili czworoboczne (brak spłaszczenia; uwaga! formy cieniowe mogą być spłaszczone). Mikrofile brzuszne dobrze wykształcone, jajowate, z wydłużonym wierzchołkiem, ich część nasadowa zwężona, gruba, ± skośnie ustawiona do pędu, wyżej rozszerzająca się i wyraźnie zgięta niemal pod kątem 90˚ (kształt kielni), wolna część mikrofila brzusznego najszersza w ok. ⅓ dł. od dołu

6. ***D. alpinum*** (L.) Holub – **W. alpejski**

7.* Kłosy zarodnionośne siedzące lub na krótkich szypułach (do 2,5 cm). Płonne pędy spłaszczone lub czasami lekko okrągłe. Mikrofile brzuszne równowąskolancetowate lub lancetowate, siedzące, przylegające lub łukowato odgięte od pędu ....**8.**

8. Płonne pędy spłaszczone, pośrednie między *D. alpinum* i *D. complanatum*. Mikrofile brzuszne siedzące, przygięte i przylegające do pędu, lekko lancetowate, u nasady najszersze, krótsze niż międzywęźla; mikrofile boczne niezagięte lub nieznacznie zaginające się ku brzusznej stronie pędu

7. ***D.*** **×*issleri*** (Rouy) Holub – **W. Isslera**

8.* Płonne pędy pośrednie między *D. alpinum* i *D. tristachyum*, przeważnie grzbietobrzusznie spłaszczone, jak u *D. tristachyum*, ale czasami mogą być lekko okrągłe. Mikrofile brzuszne siedzące, wydłużone, nieco przypominają mikrofile brzuszne *D. alpinum*, lecz bez wyraźnie zwężonej i zgiętej części nasadowej, ok. ⅓ szer. pędu i nieznacznie łukowato odgięte, ze szczytem zagiętym ku osi pędu, często ich szczyty sięgają do dolnej części następnego międzywęźla; mikrofile boczne zaginają się (podwijają) ku brzusznej stronie pędu

8. ***D.*** **×*oellgaardii*** Stoor, Boudrie, Jérôme, Horn, Bennert – **W. Øllgaarda**

5.* Mikrofile na pędach wzniesionych gęste, skrętoległe lub okółkowe, wąskolancetowate ......**6.**
6. Mikrofile bez hialinowego włosa. Kłosy zarodnionośne zawsze pojedyncze, bezszypułkowe, siedzące na szczycie pędu. Pędy wzniesione nierozgałęzione lub 1–2×

4. *Spinulum* A. Haines – **Kolcowidłak**

9. *S. annotinum* (L.) A. Haines – **K. jałowcowaty**

6.* Mikrofile z długim hialinowym włosem. Kłosy zwykle 2(1–5), na szypułach, rzadko pojedyncze na b. krótkich szypułach lub pozornie siedzące. Pędy wzniesione 2–6× rozgałęzione

5. *Lycopodium* L. – **Widłak**

7. Kłosy na szypule zwykle dłuższej niż 7 cm i dłuższej od kłosa, zwykle po dwa, rzadko 1–3(5), każdy na własnej krótkiej szypułce; mikrofile 4–6 mm dł., odstające lub słabo przygięte do pędu; pędy ortotropowe rozgałęzione 3–6×, skośne lub wznoszące się

10. *L. clavatum* L. – **W. goździsty**

7.* Kłos zwykle jeden, siedzący lub na krótkiej szypule 0,35–7(12,5) cm dł., krótszej od kłosa, zbliżonej dł. lub nieznacznie od niego dłuższej, rzadko dwa kłosy, wówczas siedzące (bez własnych szypułek); mikrofile 3–5 mm dł., przygięte do pędu do odstających; pędy ortotropowe rozgałęzione 2–3(4)×, wyprostowane

11. *L. lagopus* (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen. – **W. jednokłosowy**

2*. Mikrofile z języczkiem, zarodnie zróżnicowane morfologicznie na mikro- i makrosporangia, zarodniki zróżnicowane (mikro- i makrospory) powstają w odrębnych zarodniach
SELAGINELLALES,
Selaginellaceae

6. *Selaginella* P. Beauv. – **Widliczka**

3. Pędy płonne na szczytach podnoszące się, nierozgałęzione lub rozgałęzione jedynie u podstawy, niespłaszczone, trofofile monomorficzne, jednakowo odstające, trofofile i sporofile ułożone spiralnie (subgen. *Selaginella*)

12. *S. selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart. – **W. ostrozębna**

3.* Pędy płonne płożące lub wznoszące, wielokrotnie dichotomicznie rozgałęzione, grzbietobrzusznie spłaszczone, trofofile ułożone w czterech rzędach, zróżnicowane na większe brzuszne (boczne) i mniejsze grzbietowe, sporofile ustawione w czterech rzędach ....**4.**
4. Strobile z kilkoma lub więcej makrosporangiami, pędy płonne do 30 cm dł., bez zgrubień w miejscu rozgałęzienia. Ryzofory zakładają się na brzusznej lub rzadziej brzusznej i grzbietowej stronie pędów [subgen. *Stachygynandrum* (P. Beauv. ex Mirb.) Baker] ....**5.**
5. Strobile 1 lub 2, na wzniesionych trzonkach, wyniesione na pionowych pędach, wyprostowane, długie (3–5 cm), makro- i mikrosporofile podobnej wielkości, makro- i mikrosporangia we wszystkich rzędach strobili. Mikrofile brzuszne całobrzegie lub z rzadkimi, małymi ząbkami, o tępym lub słabo zaostrzonym wierzchołku, mikrofile grzbietowe o zwężającym się, zaostrzonym wierzchołku

13. *S. helvetica* (L.) Spring – **W. szwajcarska**

5.* Strobile pojedyncze, siedzące, krótkie 1–2(3) cm dł., makrosporofile większe (czasem nieznacznie) niż mikrosporofile, w strobili dwa rzędy z makro- i mikrosporangiami, dwa wyłącznie z mikrosporangiami. Mikrofile brzuszne ząbkowane do piłkowanych, mikrofile grzbietowe o wyraźnie zaostrzonym wierzchołku lub z wiązką przedłużoną poza obrys mikrofila ....**6.**
6. Mikrofile brzuszne o zaostrzonym, ząbkowanym wierzchołku (lupa!), mikrofile grzbietowe wąskotrójkątne do jajowatych, długo zwężające się na wierzchołku lub z wyraźnym kończykiem, w nasadzie zwężające się. Pędy płonne płożące, krótkie, odgałęzienia rzadkie, podnoszące się do wzniesionych; darnie luźne, lecz w sprzyjających warunkach mogą być gęste i wielowarstwowe ....**7.**
7. Mikrofile grzbietowe i brzuszne wąskotrójkątne do podługowatych, wyraźnie dłuższe niż szersze, na szczycie zwężające się, na brzegach wyraźnie ząbkowane, grzbietowe długo zwężające się, stąd wierzchołek wyciągnięty w długi szpic; odmiany mogą tworzyć gęste, wielopoziomowe darnie lub skupienia

14. *S. apoda (L.) C. Morren – **W. bezłodygowa**

7.* Mikrofile grzbietowe i brzuszne szerokojajowate do szerokotrójkątnych, nieznacznie dłuższe niż szerokie, na szczycie zaostrzone, na brzegach delikatnie ząbkowane, grzbietowe z wyraźnym lecz krótkim kończykiem; darnie luźne, płaskie

S. denticulata (L.) Spring – **W. śródziemnomorska**

6.* Mikrofile brzuszne delikatnie ząbkowane, o tępym lub słabo zaostrzonym wierzchołku (lupa!), mikrofile grzbietowe owalne do niemal okrągłych, w nasadzie jednostronnie sercowate i z nielicznymi wydłużonymi ząbkami na krawędzi, na wierzchołku z nerwem (wiązką) wyraźnie przedłużonym poza obrys mikrofila. Pędy płonne wznoszące się, sztywne, wielokrotnie, gęsto rozgałęzione, tworzące wielopoziomowe struktury, darnie gęste; w Polsce wyłącznie w uprawach zamkniętych

S. martensii Spring – **W. Martensa**

4.* Strobile z 1(2) makrosporangium u podstawy, pędy płonne zwykle 30 cm lub dłuższe, ze zgrubieniami i ciemnym paskiem w miejscu rozgałęzienia (te cechy widoczne po wysuszeniu tylko na niektórych starszych rozgałęzieniach). Ryzofory zakładają się na grzbietowej stronie pędów [subgen. *Gymnogynum* (P. Beauv.) Weststrand & Korall]

S. kraussiana (Kunze) A. Braun – **W. Kraussa**

1*. Rośliny wodne. Pędy silnie skrócone, bulwiaste. Mikrofile dłuższe (3)5–10(15) cm dł., szydlaste, proste lub łukowato wygięte, skupione w rozecie, zarodnie ukryte w jamkach w rozszerzonej nasadzie mikrofili

ISOËTALES,

Isoëtaceae

7. *Isoëtes* L. – **Poryblin**

2. Mikrofile sztywne, łamliwe i ciemnozielone, 8–15(30) cm dł., makrospory bruzdowane, listwowane i brodawkowane

15. *I. lacustris* L. – **P. jeziorny**

2.* Mikrofile wiotkie, jasnozielone lub żółtozielone, 5–13(27) cm dł., makrospory pokryte cienkimi i łamliwymi kolcami

16. *I. echinospora* Durieu – **P. kolczasty**

CZĘŚĆ II

2. Klasa Lycopodiopsida Bartl. – Lykopodiofity (widłaki)

Lycopodiopsida Bartl., Ord. Nat. Pl.: 14, 19 (1830)

Anna Pacyna[1], Wojciech J. Szypuła[2]

[1]Uniwersytet Jagielloński, Instytut Botaniki
[2]Warszawski Uniwersytet Medyczny, Wydział Farmaceutyczny, Katedra i Zakład Biologii Farmaceutycznej

Klasa Lycopodiopsida (Kenrick & Crane, 1997a, 1997b; Pryer *et al.*, 2001; Rai & Graham, 2010; Wickett *et al.*, 2014) reprezentuje powstałą ponad 420 mln lat temu grupę roślin waskularnych (Bateman, 1996; Bateman *et al.*, 1992, 2007; Garratt *et al.*, 1984; Rickards, 2000; Ruggiero *et al.*, 2015). Badania paleobotaniczne i genetyczne wykazały monofiletyczne pochodzenie lykopodiofitów (Chen *et al.*, 2022; Field *et al.*, 2016; Gensel, 1992; Gensel & Berry, 2001; Kranz & Huss, 1996; Qiu & Palmer, 1999; Stewart & Rothwell, 1993; Wikström & Kenrick, 1997, 2001; Yatsentyuk *et al.*, 2001). Wyniki otrzymane dla niezależnie badanych sekwencji *rbc*L i rDNA SSU rRNA świadczą, że jest to jedna linia rozwojowa, która w okresie dewońskim (ok. 400 mln lat temu) zapoczątkowała ewolucję widłaków jednakozarodnikowych, reprezentowanych obecnie jedynie przez przedstawicieli rzędu Lycopodiales, oraz różnozarodnikowych, reprezentowanych przez rośliny z rzędów Selaginellales i Isoëtales (Kranz & Huss, 1996; Wikström & Kenrick, 1997, 2001). W okresie dewonu i karbonu była to dominująca grupa roślin, tworząca rozległe i zróżnicowane ekosystemy. Obecnie reprezentuje mniej niż 1% światowej flory roślin waskularnych (Wikström & Kenrick, 2001). Żyjący przedstawiciele klasy Lycopodiopsida są klasyfikowani w trzech rzędach (Lycopodiales, Isoëtales, Selaginellales), trzech rodzinach i 19 rodzajach (Chen *et al.*, 2022). W 2016 r. podawano ok. 1338 gatunków (PPG I, 2016), ale od tego czasu zostały wyróżnione i opisane nowe (m.in. Chen *et al.*, 2017; Duy *et al.*, 2016; Kiew & Kamin, 2018; Testo *et al.*, 2016) i ich aktualną liczbę można oszacować na ok. 1350.

Są to rośliny zielne lub krzewinkowe, trwałe lub rzadko roczne, naziemne, ziemnowodne, wodne lub epifity, częste w strefie tropikalnej i subtropikalnej. Mają pędy ulistnione, rozgałęzione dichotomicznie, rzadko nierozgałęzione, na przekroju obłe, rzadziej spłaszczone lub kanciaste, lub silnie skrócone i bulwiaste. Nie występują u nich liście (makrofile, ang. *megaphylls*) lecz mikrofile, różniące się od makrofili pochodzeniem ewolucyjnym i rozwojem. Są one proste, siedzące, o pojedynczej, nierozgałęzionej wiązce przewodzącej, połączonej z systemem waskularnym bez pozostawienia luki liściowej. Mikrofile są morfologicznie jednakowe lub dimorficzne. Sporofile rozwijają się wzdłuż pędu albo są zebrane na szczytach pędów w kłosy (siedzące lub na szypułach); szypuły mogą być różnej długości, pojedyncze lub dichotomicznie rozgałęzione. Lykopodiofity wykształcają zarodnie wolne, typu eusporangium, nagie, siedzące w pachwinach

Pacyna, A., & Szypuła, W. J. (2023). 2. Klasa Lycopodiopsida Bartl. – Lykopodiofity (widłaki). W: E. Szczęśniak, E. M. Gola, & E. Zenkteler (Red.) (2023). Lykopodiofity Polski – Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales. *Monographiae Botanicae*, 110, 73–74, Polish Botanical Society. https://doi.org/10.5586/978-83-963503-9-8

mikrofili lub osadzone na krótkich trzoneczkach na powierzchni doosiowej sporofili. Zarodnie są jednokomorowe lub b. rzadko 2–3 komorowe, otwierają się najczęściej jednakowymi dwoma lub trzema szczelinami. Gatunki homosporyczne mają wolno żyjący gametofit (rząd Lycopodiales); gametofity gatunków heterosporycznych są endosporyczne – rozwój gametofitów zachodzi wewnątrz zarodników (rzędy Selaginellales i Isoëtales).

Klucz do oznaczania rzędów i rodzin lykopodiofitów

1. Rośliny lądowe, najwyżej siedlisk wilgotnych. Pędy płożące i wzniesione lub tylko wzniesione, dichotomicznie porozgałęziane. Mikrofile drobne, do 1 cm dł., wąskie i lancetowate lub łuskowate, lub cienkie i delikatne, rozmieszczone równomiernie wzdłuż pędu, zarodnie w kątach sporofili, widoczne po odchyleniu sporofila ....**2.**

2. Mikrofile bez języczka, zarodnie jednakowe, zarodniki niezróżnicowane
LYCOPODIALES,
Lycopodiaceae

2*. Mikrofile z języczkiem, zarodnie zróżnicowane morfologicznie na mikro- i makrosporangia, zarodniki zróżnicowane (mikro- i makrospory) powstają w odrębnych zarodniach
SELAGINELLALES,
Selaginellaceae

1*. Rośliny wodne. Pędy silnie skrócone, bulwiaste. Mikrofile dłuższe (3)5–10(15) cm dł., szydlaste, proste lub łukowato wygięte, skupione w rozecie, zarodnie ukryte w jamkach w rozszerzonej nasadzie mikrofili
ISOËTALES,
Isoëtaceae

2.1. Rząd: Lycopodiales Dc. ex Bertch. & J. Presl – Widłakowce (Widłaki jednakozarodnikowe)

Lycopodiales Dc. ex Bertch. & J. Presl, Přir. Rostin: 272 (1820)

Anna Pacyna[1], Wojciech J. Szypuła[2]

[1]Uniwersytet Jagielloński, Instytut Botaniki
[2]Warszawski Uniwersytet Medyczny, Wydział Farmaceutyczny, Katedra i Zakład Biologii Farmaceutycznej

Rodzina: Lycopodiaceae P. Beauv. **– Widłakowate**
Lycopodiaceae P. Beauv. in Mirb., Hist. Nat. Veg.: 293 (1802)

W 2016 r. szacowano, że na Ziemi występuje 388 gatunków widłaków jednakozarodnikowych (PPG I, 2016). Wszystkie są lokowane w rzędzie Lycopodiales, w którym w zależności od ujęcia wydzielano jedną (Lycopodiaceae) lub dwie rodziny (Lycopodiaceae i Huperziaceae). Do czasu opublikowania syntetycznego stanowiska dotyczącego systematyki Lycopodiaceae przez PPG I (2016) niektórzy botanicy (Holub, 1964, 1975a, 1975b, 1983, 1985, 1991; Ma *et al.*, 1998; Rothmaler, 1944, 1962) wydzielali z Lycopodiaceae rodzinę Huperziaceae (=Urostachyaceae) z rodzajami *Huperzia* Bernh. i *Phlegmariurus* Holub. Większość badaczy przyjęła jednak, iż mimo różnic dzielących poszczególne rodzaje, wszystkie powinny należeć do jednej rodziny Lycopodiaceae (Braekman *et al.*, 1974, 1980; Øllgaard, 1987; Pichi-Sermolli, 1959; Valentine, 1964; Wilce, 1972). Badania genetyczne potwierdziły monofiletyczność rodziny Lycopodiaceae (Field *et al.*, 2016; Wikström & Kenrick, 1997, 2000a, 2000b, 2001). Według PPG I (2016) dzieli się ona na trzy podrodziny: Huperzioideae, Lycopodielloideae i Lycopodioideae, które obejmują odpowiednio trzy, cztery i 10 rodzajów. Najnowsza analiza potwierdziła monofiletyczność i poprawność wydzielenia tych podrodzin, z których najstarszą, siostrzaną dla pozostałych, jest podrodzina Huperzioideae. Potwierdziła także monofiletyczność 15 z 16 wyróżnionych przez PPG I rodzajów. Dla jednego gatunku wykazano silną odrębność genetyczną i na tej podstawie wydzielono nowy rodzaj *Brownseya* Li Bing Zhang, L. D. Sheph., D. K. Chen, X. M. Zhou & H. He z jednym gatunkiem *Brownseya serpentina* (Kunze) Li Bing Zhang, L. D. Sheph., D. K. Chen, X. M. Zhou & H. He (dawna *Lycopodiella serpentina* (Kunze) B. Øllg.), zaliczony do podrodziny Lycopodioideae, co zwiększa liczbę rodzajów w rodzinie do 17 (Chen *et al.*, 2022).

Sporofity widłaków to zielne chamefity zwykle o niewielkich rozmiarach, naziemne z mniej lub bardziej wydłużonymi pędami płożącymi się i odchodzącymi od nich pędami wzniesionymi lub epifity (w strefie subtropikalnej i tropikalnej) z pędami przewieszającymi się. Pędy rozgałęziają się dichotomicznie (izo- lub anizodichotomia). Mikrofile pozbawione języczka. Zarodnie jednakowe, w pachwinach sporofili, u części gatunków sporofile zestawione w kłosy. Gametofity obupłciowe i zwykle kilkusezonowe. Rozwijają się głównie pod ziemią, co wg niektórych badaczy miało wskazywać na samozapłodnienie (Wagner *et al.*, 1985), lecz wykazano, że

Pacyna, A., & Szypuła, W. J. (2023). 2.1. Rząd: Lycopodiales Dc. ex Bertch. & J. Presl – Widłakowce (Widłaki jednakozarodnikowe). W: E. Szczęśniak, E. M. Gola, & E. Zenkteler (Red.) (2023). Lykopodiofity Polski – Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales. *Monographiae Botanicae*, 110, 75–135, Polish Botanical Society. https://doi.org/10.5586/978-83-963503-9-8

przeważa zapłodnienie krzyżowe (Soltis & Soltis, 1988a, 1988b). Ten typ zapłodnienia ułatwia zachodzenie hybrydyzacji i wśród przedstawicieli rodziny Lycopodiaceae jest to częsty proces (Øllgaard, 1985; Wagner, 1992; Wagner & Beitel, 1993; Whitney *et al.*, 2010). W rodzaju *Lycopodiella* przedrośla naziemne.

Gametofity są mykoheterotroficzne, ich endosymbionty są nadal nie do końca rozpoznane i podlegają badaniom. Opisy gametofitów w warunkach naturalnych pochodzą głównie z wieloletnich, szczegółowych badań Bruchmanna z przełomu XIX i XX w. (Bruchmann, 1885, 1898, 1908, 1910), który na podstawie morfologii wyróżnił pięć typów przedrośli (*complanatum*, *clavatum*, *selago*, *inundatum*, *phlegmaria*; Ryc. 1.6). Są to nadal najbardziej szczegółowe opisy rozwoju i struktury gametofitów. Ponieważ dotychczas nie opracowano wydajnej metody pozyskiwania i badania gametofitów w warunkach naturalnych (Rimgailė-Voicik & Naujalis, 2022), większość współczesnych publikacji dotyczy gametofitów uzyskiwanych w kulturach in vitro (np. Freeberg, 1962; Freeberg & Wetmore, 1957, 1967; Szypuła *et al.*, 2020; Whittier, 1977, 1981, 1998; Whittier & Štorchová, 2007; Whittier & Webster, 1986).

Materiałem zapasowym w rodzinie widłakowatych jest skrobia (Hegnauer, 1962, 1986), szczególnie obficie występująca w komórkach pierwszej pary mikrofili rozmnóżek wegetatywnych *Huperzia*. W zarodnikach stwierdzono 40–50% tzw. oleju tłustego (triacyloglicerydy), który budują nasycone kwasy tłuszczowe (55–60%): heksadecenowy (30–35%), mirystynowy, stearynowy i dioksystearynowy oraz kwas linolowy. W ścianie zarodników obecna jest także sporopolenina – substancja o charakterze politerpenu. Ligniny wykryte w tej rodzinie należą do typu paprotniki – nagonasienne i zbudowane są ze związków gwajacylowych (Hegnauer, 1962). W zielu potwierdzono sole mineralne, w tym dużo glinu (mają zdolność do jego akumulacji).

Najlepiej poznaną grupą metabolitów wtórnych są alkaloidy, których zawartość i specyficzna budowa jest charakterystyczna dla widłakowatych i nie ma precedensu w całej grupie waskularnych roślin zarodnikowych (Hegnauer, 1962, 1986; Ma & Gang, 2004; Szypuła & Pietrosiuk, 2021a, 2021b). Ponadto jest to ewolucyjnie pierwsza grupa roślin, w której występują tak bardzo wyspecjalizowane metabolity. Ich zawartość w sporofitach wynosi przeciętnie 0,14–0,2%. Typowe dla tej rodziny alkaloidy są zbudowane z dwóch pierścieni piperydynowych, należą do pochodnych chinolizydyny, pirydyny lub *α*–pirydonu (Ma & Gang, 2004). Zazwyczaj zbudowane są z 16 lub 18 atomów węgla i jednego lub dwóch atomów azotu. Alkaloidy osiemnastowęglowe to najczęściej acetylowane pochodne alkaloidów szesnastowęglowych, chociaż stwierdzono występowanie alkaloidów o większej liczbie atomów węgla. Ponieważ alkaloidy występujące w rodzinie Lycopodiaceae nie są podobne strukturalnie do żadnych z dotychczas opisanych, opracowano system ich klasyfikacji, opierający się na podobieństwach w budowie i działaniu farmakologicznym. Większość zidentyfikowanych alkaloidów Ayer i Trifonov podzielili na cztery grupy: 1) likopodyny; 2) likodyny; 3) fawcettyminy oraz 4) alkaloidy o innej budowie chemicznej (Ayer & Trifonov, 1994).

Grupa likopodyny jest najliczniejsza: należy do niej ponad 70 alkaloidów, a jej przedstawiciele występują powszechnie w rodzinie widłakowatych. Charakteryzują się czterema połączonymi sześcioczłonowymi pierścieniami, z których pierścień A i C tworzą układ chinolizydyny. Przedstawicielami tej klasy są likopodyna, dihydrolikopodyna, likodolina, annotynina, akryfolina, hupercyny: E, F, G, O, selagololina i serratydinina (Ma & Gang, 2004).

Do grupy likodyny należą alkaloidy o aktywności silnych inhibitorów acetylocholinesterazy. Zbudowane są z czterech pierścieni, z których pierścienie B, C i D są identyczne jak w grupie likopodyny, zaś pierścień A jest otwarty lub przekształcony do formy pirydyny albo pierścienia pirydonu (Ma & Gang, 2004). Najbardziej znane alkaloidy z tej grupy to hupercyna A (HupA, selagina), hupercyna B oraz 6*β*-hydroksyhupercyna A.

Alkaloidy z grupy fawcettyminy mają charakterystyczną migrację wiązania pomiędzy węglami C_4 i C_{13} lub C_4 i C_{12}, często też występuje hydratacja podwójnego wiązania pomiędzy węglem C_{13} i C_{14}. Wyróżnia się tu alkaloidy o formie karbinoloaminy, np. fawcettyminę, likoposerraminę C, oraz o formie ketoaminy, np. izoobskurynę, serratyninę, serratynę i likofleksynę.

Dla grupy alkaloidów o innej budowie chemicznej charakterystyczna jest flegmaryna i jej pochodne. W tej grupie węgiel C_4 pozostaje niepołączony z węglami C_{12} lub C_{13}. Przedstawicielami tej grupy są lucydyna, oksolucydyna, senepodyny A–E i cernuina o 30 atomach węgla (Ma & Gang, 2004).

W rodzinie Lycopodiaceae wykryte zostały też inne metabolity wtórne, takie jak fenolokwasy: kwas azelainowy, ferulowy, wanilinowy, kawowy, syryngowy, a po hydrolizie sole kwasu *p*-kumarowego (Achmatowicz & Werner-Zamojska, 1958; Hegnauer, 1962, 1986). Kwasy *p*-hydroksybenzoesowy, *p*-kumarowy i ferulowy występują prawie we wszystkich gatunkach rodzaju *Lycopodium*. Pod względem składu fenolokwasów przebadane gatunki *Diphasiatrum* i *Lycopodium* są podobne – posiadają kwas syryngowy, różnią się natomiast pod tym względem od przedstawicieli rodzajów *Huperzia* i *Lycopodiella* (Hegnauer, 1962, 1986; Towers & Maass, 1965). Opócz wymienionych związków w widłakach identyfikowano flawonoidy i/lub ich glikozydy, np. selaginozyd (*H. selago*; Muszyński, 1955), luteolinę (*Lycopodium, Lycopodiella*), apigeninę (*Diphasiastrum, Lycopodiella*), trycynę i selahinę (*Huperzia*) oraz chrysoeriol (*Lycopodiella*; Voirin & Jay, 1978). Mogą występować także związki triterpenowe, np. serratendiol i tohogenol (*Diphasiastrum*; Inubushi *et al.*, 1964).

Widłaki od dawna były znane jako rośliny trujące i lecznicze, a najstarsze wiadomości o ich zastosowaniu w medycynie pochodzą z okresu średniowiecza i renesansu. W Polsce dotyczą one przede wszystkim *Lycopodium clavatum* i *Huperzia selago,* chociaż powszechnie stosowane były cztery taksony, nazywane ówcześnie babimór (głównie *Lycopodium clavatum*), wroniec (*Huperzia selago*), widłak gajowy (*Spinulum annotinum*) i zeglej (*Diphasiastrum* spp.; m.in. Chmielińska, 1938; Kujawska *et al.*, 2016). Ze względu na podobne i powszechne zastosowania w medycynie ludowej występujące w Polsce widłaki nosiły wiele lokalnych nazw, często wspólnych dla różnych gatunków, dlatego też ich jednoznaczna identyfikacja w starych opisach bywa problematyczna (np. widłak, włóczęga, babimór, morzybab; Chmielińska, 1938; Kluk, 1808; Rostafiński, 1893; Waniakowa, 2012). Dwie ostatnie nazwy (w różnym zapisie) odnosiły się do stosowania widłaków jako środka aborcyjnego. Krzysztof Kluk w II tomie *Dykcjonarza Roślinnego*, spośrod 24 gatunków należących do *Cryptogamia Musci* i rodziny Lycopodiaceae Linneus, wymienia sześć gatunków widłaków. Są to (pisownia oryginalna): włoczęga babimor *Lycopodium clavatum*, włoczęga spławowa *L. inundatum*, włoczęga gaiowa *L. annotinum*, włoczęga zdrownana *L. complanatum*, włoczęga wroniec *L. selago* oraz włoczęga pastwiskowa *L. selaginoides* (obecnie zaliczana do monotypowej rodziny widliczkowatych Selaginellaceae Willk.). Także Rostafiński (1900) odnotował nazwę *włóczęga* dla całej rodziny*,* gdyż u większości gatunków pędy płożą (*włóczą*) się po ziemi. Poczynając od roku 1664 zarodniki widłaków (*Sporae Lycopodii, Farina Lycopodii, Lycopodium, Likopodium, Pulvis Lycopodii, Sulphur Lycopodii, Semen Lycopodii*) były zamieszczone w taksach aptekarskich jako środek oficynalny. Stosowano je powszechnie jako zasypkę w schorzeniach i uszkodzeniach skóry, w owrzodzeniach, egzemach i ropiejących ranach, także jako puder dla niemowląt oraz przysypkę do pigułek (Hayne, 1822; Muszyński, 1946a).

Nieliczne gatunki widłaków są uprawiane jako ozdobne. Są to głównie *Phlegmariurus squarossus* (G. Forst.) Á. Löve & D. Löve i *Phlegmariurus phlegmaria* (L.) Holub (Page & Bennell, 1986).

Rodzina kosmopolityczna, większość gatunków występuje w strefie subtropikalnej i tropikalnej (Øllgaard, 2015). W Polsce występują przedstawiciele wszystkich podrodzin.

Klucz do oznaczania podrodzin

1. Wszystkie pędy wzniesione. Brak wykształconych kłosów zarodnionośnych, zarodnie na krótkich trzoneczkach w kątach sporofili podobnych do trofofili, zebranych na pędzie w strefy zarodnionośne; sporofile po wysypaniu zarodników nie zamierają (prowadzą fotosyntezę) ....**Huperzioideae** W. H. Wagner & J. M. Beitel ex B. Øllg.

1.* Pędy zróżnicowane na płożące i wzniesione. Sporofile różne od trofofili, zebrane w kłosy zarodnionośne, zamierające po wysypaniu zarodników ....**2.**

2. Pędy wzniesione nierozgałęzione, krótkie (do 10 cm wys.). Mikrofile na pędach pełzających i wzniesionych jednakowe. Kłosy zarodnionośne siedzące, bez wyraźnej granicy do części płonnej, sporofile tylko nieznacznie różniące się od trofofili; rośliny niewielkie, krótko żyjące ....**Lycopodielloideae** W. M. Wagner & J. M. Beitel ex B. Øllg.

2.* Pędy wzniesione rozgałęzione, często krzaczkowate, wysokie do 25(27) cm. Kłosy zarodnionośne na szypułach (nieraz b. krótkich) lub siedzące, wyraźnie odgraniczone od części płonnej. Sporofile wyraźnie różne od trofofili ; rośliny długo żyjące, mogą pokrywać znaczne powierzchnie ....**Lycopodioideae** W. H. Wagner & J. M. Beitel ex B. Øllg.

Podrodzina: Hyperzioideae W. H. WAGNER & BEITEL EX B. ØLLG. – **Wrońcowe**

Huperzioideae W. H. WAGNER & BEITEL EX B. ØLLG., Nordic. J. Bot. 33(2): 195 (2015)

Sporofity to chamefity naziemne lub naskalne, albo epifity. Pęd wzniesiony, wyprostowany, czasami zwisający lub opadający (epifity), niepłożący się i regularnie widlasto (izodichotomicznie) podzielony na pędy równej długości. Sporofile podobne do trofofili, fotosyntezujące, nie tworzą kłosa, z zarodniami w pachwinach (Øllgaard, 2015; Field *et al.*, 2016). Wyjątkiem jest monotypowy rodzaj *Phylloglossum* z gatunkiem *P. drummondii* KUNZE występującym w Australii, Tasmanii i na Nowej Zelandii, mający mikrofile zebrane w przyziemną rozetę i mały kłos wyniesiony na nagiej szypule (Ryc. 1.4). Mikrofile pozbawione przewodów śluzowych (Bruce, 1976c). Zarodniki z ornamentacją w postaci niewielkich zagłębień (Øllgaard, 1985; Rincón Baron, Rolleri, Passarelli *et al.*, 2014). Podrodzina obejmuje trzy rodzaje (*Huperzia, Phlegmariurus, Phylloglossum*) i ok. 276 gatunków (PPG I, 2016).

Filogeneza molekularna odtworzona na podstawie markerów wskazuje, że przedstawiciele podrodziny Huperzioideae pojawili się w późnym permie (ok. 230 mln lat temu). *Phylloglossum drummondii* oraz rodzaj *Huperzia* s.str. należą do starszej linii rozwojowej, datowanej na późny trias (210 mln lat temu; Wikström & Kenrick, 2001), natomiast gatunki obecnego rodzaju *Phlegmariurus*, wydzielone z *Huperzia* s.l., stanowią młodszą linię (Field *et al.*, 2015). Dywergencja genu *rbc*L u przedstawicieli drugiego z kladów nastąpiła w środkowej jurze (ok. 180 mln lat temu) i zapoczątkowała ewolucję epifitycznych gatunków rodzaju *Phlegmariurus*, które w drugiej połowie kredy (78–95 mln lat temu) zróżnicowały się na subklady paleo- i neotropikalny (Wikström & Kenrick, 2000a, 2001). Szacuje się, że do epifitycznej grupy należy około 300 taksonów, stanowiących 85–90% gatunków rodzaju *Huperzia* s.l. (Yatsentyuk *et al.*, 2001), czyli obecnej podrodziny Huperzioideae. Duże podobieństwo morfologiczne odrębnych ewolucyjnie i geograficznie grup gatunków epifitycznych tłumaczone jest ewolucją konwergentną (Wikström & Kenrick, 2000a). Takie powiązania filogenetyczne są poparte wynikami analizy sekwencji intronów genu *trnL,* sekwencji ITS (ang. *internal transcribed spacer*), niekodującej sekwencji łącznikowej cpDNA genu *trnL-trnF* (Wikström *et al.*, 1999; Wikström & Kenrick, 2000a), sekwencji genu *rbc*L otrzymanych metodą NPRS (Wikström & Kenrick, 2001), a także sekwencji cpITS2, cpITS3 oraz cpITS4 (Yatsentyuk *et al.*, 2001). Analizy materiału paleobotanicznego oraz dane biogeograficzne potwierdzają pojawienie się linii rozwojowych paleo- i neotropikalnych, epifitycznych grup w późnej jurze i kredzie (Skog & Hill, 1992). Ich dalsze różnicowanie i ewolucja, związane z pojawieniem się gatunkowo licznej flory roślin okrytozalążkowych tworzącej rozległe połacie wilgotnych lasów tropikalnych, dały początek współczesnym, epifitycznym gatunkom *Phegmariurus* (Kenrick & Crane, 1997a, 1997b).

1. **Rodzaj *Huperzia*** BERNH. – **Wroniec**

Huperzia BERNH., J. Bot. (Schrader) 1800 (2): 126 (1801)
gatunek typowy: *Huperzia selago* (L.) BERNH. EX SCHRANK & MART.

W przeciągu kolejnych dekad stanowisko botaników dotyczące taksonomii widłaków, a więc i rodzaju *Huperzia*, ulegało znacznym zmianom, wprowadzając do piśmiennictwa nieścisłości (Szypuła, 2013). Po pierwszej rewizji rodzaju *Lycopodium,* gatunek typowy obecnego rodzaju *Huperzia* przemianowano w 1805 r. na *Plananthus selago* (L.) P. BEAUV. W latach 1800–1806 Bernhardi (Bernhardi, 1801, 1806) wprowadził do piśmiennictwa botanicznego rodzaj *Huperzia.* Pritzel (1900) po rewizji wcześniejszych prac utrzymał jeden rodzaj *Lycopodium* L., podzielony jednak na dwa podrodzaje, w tym *Urostachya,* do którego włączył *Huperzia selago.* Herter (1909) zmodyfikował system Pritzla, zachowując pierwszy podrodzaj, ale zmieniając jego nazwę na *Urostachys.* Victorin (1925) nie zaakceptował zmian Hertera (1909, 1923) i ponownie włączył wrońca do rodzaju *Lycopodium.* Po szczegółowej rewizji taksonomicznej Lycopodiaceae s.l. *Huperzia selago* włączono do rodziny Urostachyaceae ROTHM. i ponownie przemianowano na *Urostachys* (Rothmaler, 1944). W 1962 r. Rothmaler zmienił wcześniej stosowaną nazwę Urostachyaceae HERTER na Huperziaceae i przywrócił nazwę *Huperzia*.

Po wydzieleniu epifitycznej grupy taksonów (rodzaj *Phlegmariurus*; Holub, 1964) w rodzaju *Huperzia* pozostało ok. 25 gatunków o naziemnych lub naskalnych sporofitach. Centrum występowania rodzaju jest na półkuli pn., w strefach o klimacie umiarkowanym i subtropikalnym, nieliczni przedstawiciele występują w tropikach i na półkuli pd. Są to rośliny lądowe, morfologicznie podobne do siebie, zazwyczaj małe, o wys. od kilku do 30 cm. Wszystkie pędy są nadziemne, wzniesione, rozgałęziające się izodichotomicznie. W położeniu trofofili zamiast mikrofili mogą rozwijać się rozmnóżki wegetatywne. Zarodniki tetraedryczne, od strony proksymalnej z wyraźnym trójdzielnym szwem, w części środkowej z wklęsłymi ścianami, od strony dystalnej w zarysie trójkątne, o uciętych, zaokrąglonych narożnikach i charakterystycznej ornamentacji w postaci niewielkich dołków (Rincón Baron, Rolleri, Passarelli *et al.*, 2014). Gametofity bulwiaste, z parafizami pomiędzy gametangiami zlokalizowanymi w grzbietowej części. Zarówno gametofity, jak i sporofity tworzą mikoryzy arbuskularne (AM) z wyspecjalizowaną grupą grzybów Glomeromycota (rodzaj *Glomus* grupa A), izolowanymi m.in. z gametofitów *H. hypogaea* B. Øllg. (obecnie *Phlegmariurus hypogaeus* (B. Øllg.) B. Øllg.; Winther & Friedman, 2008). W przypadku sporofitów jest to symbioza, a w gametofitach mykoheterotrofia.

Liczba chromosomowa 2n wynosi od 90 do ponad 400, podstawowy zestaw chromosomów najprawdopodobniej x = 11 (Tindale & Roy, 2002), jednak istnieją liczne wyjątki (Wagner, 1992).

Nazwa rodzaju pochodzi od nazwiska Johanna Petera Huperza (1771–1816), niemieckiego lekarza i botanika, przyjaciela autora nazwy rodzaju, niemieckiego botanika J. J. Bernhardiego (1774–1850) (Rejewski, 1996). Polska nazwa *wroniec*, która dotyczyła pierwotnie tylko gatunku *Huperzia selago*, a także starsze ludowe nazwy *krukowa noga, wronie nóżki* nawiązują do nazwy łac. *pes corvi* = stopa kruka i odnoszą się do podobieństwa rośliny do pokrytej łuskami nogi kruka (Kujawska *et al.*, 2016).

1. *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & Mart. – **Wroniec widlasty**

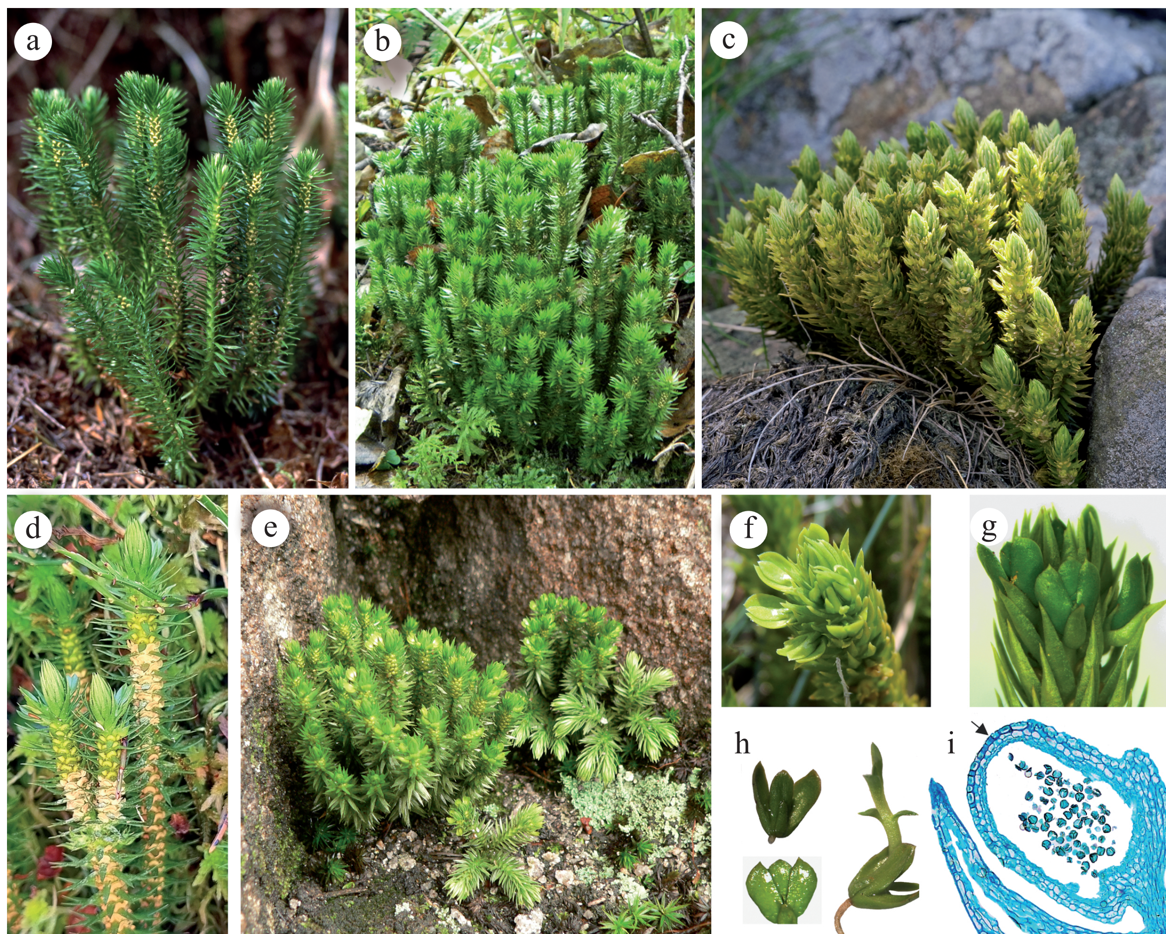
Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank & Mart., Hort. Monac. 3 (1829)

Lektotyp: Herb. Burser XX: 52 (UPS), Jonsell & Jarvis in *Nordic J. Bot.* 14: 147 (1994). **Bazonim:** *Lycopodium selago* Linné Sp. Pl. 2: 1102 (1753). **Synonimy:** *Lycopodium densum* Lam., Fl. Franç. 1: 33 (1779), nom. superfl.; *Plananthus patens* P. Beauv., Prodr. Aethéogam. (1805); *Plananthus selago* (L.) P. Beauv., Prod. Aethéogam. 112 (1805); *Plananthus fastigiatus* Opiz, Kratos 1(4): 19 (1819); *Lycopodium abietiforme* Gray, Brit. Fl. 2: 22 (1821); *Lycopodium selago* var. *laxum* Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6, pt. 2: 180 (1827); *Selago vulgaris* Schur, Enum. pl. Transsilv. 825 (1866); *Selago selago* (L.) Börner, (1912), nom. inval.; *Urostachys selago* (L.) Herter, Philipp. J. Sci. 22: 180 (1923); *Urostachys apolinari-mariae* Nessel, Feddes Repert. 36: 177, t. 170 (1934); *Mirmau selago* (L.) H. P. Fuchs, Verh. Naturf. Ges. Basel 66: 43–44 (1955); *Huperzia apolinari-mariae* (Nessel) Holub, Folia Geobot. Phytotax. 20: 70 (1985). Ponadto Hassler (2023) podaje 15 niższych taksonów w obrębie gatunku, w tym *Huperzia selago* f. *imbricata* (Neilr.) Dostál, 21 (1984), nom. inval.; *Huperzia selago* f. *sarmatica* (Wołosz.) Dostál, 21 (1984), nom. inval.; *Huperzia selago* f. *squarrosa* (Bodino) Dostál, 21 (1984), nom. inval.

Gatunek opisał Linneusz w 1753 r. jako *Lycopodium selago*. W zależności od ujęcia zmianom ulegała nazwa rodzaju, gatunek zachowywał jednak linneuszowski epitet gatunkowy. Duża liczba synonimów wynika zarówno ze zmian nazwy rodzajowej, jak i znacznej liczby wyróżnianych niższych jednostek, wydzielanych dawniej ze względu na zmienność morfologiczną, będącą efektem różnych warunków siedliskowych.

Starorzymska nazwa gatunkowa *selago* u Pliniusza Starszego odnosi się do rośliny podobnej do *Juniperus sabina*. Na *H. selago* przeniesiona w XVI w. przez niemieckiego lekarza i botanika Johannesa Thala, przypuszczalnie ze względu na pewne podobieństwo morfologiczne i podobne wykorzystanie jak jałowca sabina. Samo słowo jest prawdopodobnie pochodzenia celtyckiego (Rejewski, 1996). Polska nazwa gatunku nawiązuje do regularnie widlasto (izodichotomicznie) rozgałęzionych pędów (Radwańska-Paryska, 1963). Nazwy ludowe *wronie nóżki, krukowa noga, wroniec* nawiązują do łac. nazwy *pes corvi* (por. opis rodzaju), ponadto w Karpatach (Tatry, Podhale) nosił nazwę *nietota*.

Sporofit (Ryc. 2.1) o wys. (3)5–20(35) cm, tworzy gęste kępy. Pędy wzniesione, ± równej dł., czasem tylko w nasadzie nieco pokładające się, gęsto ulistnione, u młodych roślin regularnie widlasto rozgałęzione, u starszych wzór rozgałęzień może być mniej wyraźny lub zaburzony.

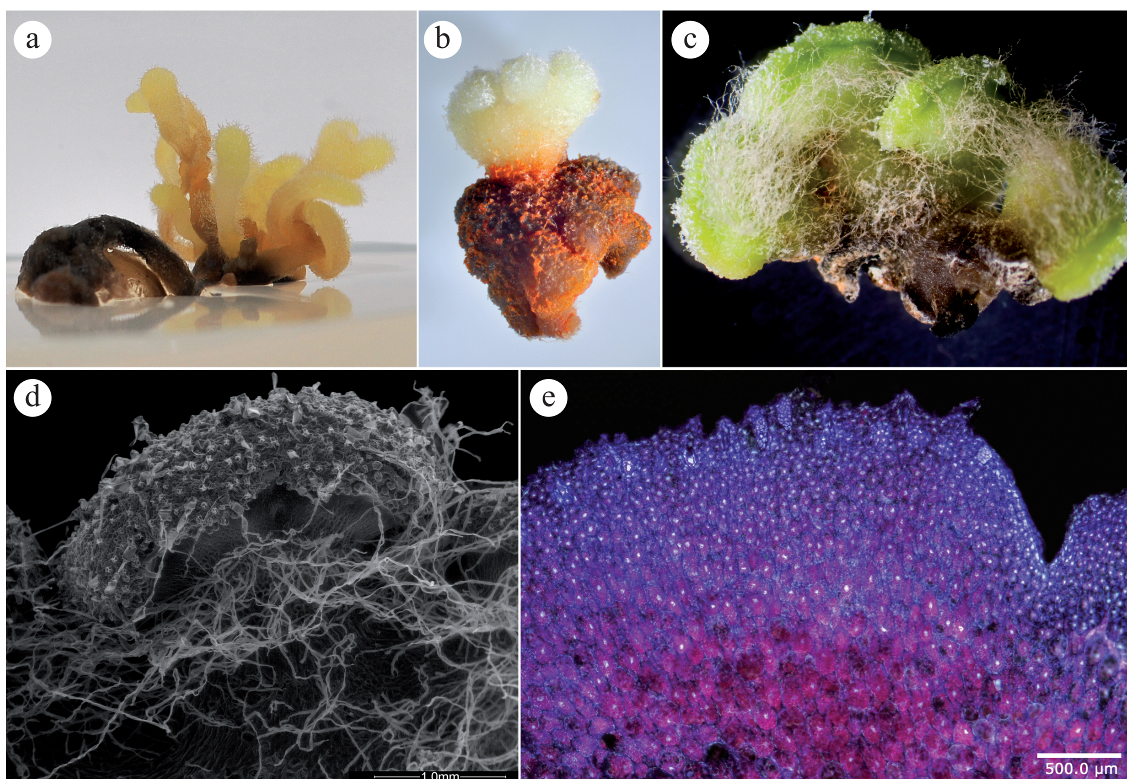


Ryc. 2.1. *Huperzia selago* (L.) Bernh.: a – roślina niżowa/cieniowa, widoczna strefa zarodnikowania, b – roślina niżowa/cieniowa, pokrój, c – roślina górska, pokrój, widoczne trzonki rozmnóżek wytworzonych w kolejnych sezonach, d – roślina górska, widoczne strefy zarodnikowania naprzemiennie ze strefami rozmnóżek, e – dojrzałe i juwenilne rośliny górskie, f–g – część szczytowa pędu z rozmnóżkami wegetatywnymi, widok z góry (f) i boku (g), h – rozmnóżki wegetatywne od strony doosiowej (górne zdjęcie) i odosiowej (dolne zdjęcie) oraz rozwijająca się rozmnóżka, widoczny wierzchołek pędu wraz z pierwszymi mikrofilami oraz korzeń, i – przekrój podłużny przez zarodnię, strzałka wskazuje cienkościenne komórki stomium, po obu stronach stomium widoczne komórki grubościenne. Autorzy zdjęć: a, c, d – Wojciech Szypuła; b, e, f – Ewa Szczęśniak; g–i – Edyta Gola

Mikrofile izomorficzne, wielosezonowe, ułożone spiralnie lub w okółkach, (4)8(10) mm dł., 1–2 mm szer., lancetowate, o brzegu gładkim lub nieznacznie ząbkowanym, zaostrzone, zielone. W miejscu mikrofili, zgodnie ze wzorem ich rozmieszczenia na pędzie, mogą rozwijać się rozmnóżki wegetatywne. Rozmnóżki osadzone są na trzoneczkach ze zmodyfikowanymi mikrofilami, są grzbietobrzusznie spłaszczone, tworzone przez parę większych mikrofili bocznych, zawierających tkankę spichrzową i dwie pary prostopadle do nich ustawionych mniejszych mikrofili. Każda rozmnóżka posiada własny merystem wierzchołkowy pędu i 1–2 korzenie przybyszowe. Na granicy między rozmnóżką i trzoneczkiem rozwija się strefa odcinania, umożliwiająca oderwanie rozmnóżki od rośliny macierzystej, a mikrofile trzoneczka tworzą aparat wyrzucający rozmnóżkę na odległość do ok. 2 m. Trzoneczki rozmnóżek mogą być widoczne przez wiele sezonów, nawet do 20 lat (Plotnikov, 1977a). U dorosłych osobników w pachwinach sporofili zakładają się zarodnie. Po wysypaniu zarodników sporofile nie zasychają i przez kolejne sezony kontynuują fotosyntezę. Kłosów zarodnionośnych brak. Zarodnie powstają w strefach płodnych, w środkowej części przyrostu rocznego (w kolejnych sezonach na wyżej zlokalizowanych odcinkach pędu), przedzielonych strefami płonnymi; powstają pojedynczo na doosiowej stronie sporofili i mają kształt nerkowaty. Po stronie odosiowej zarodni znajduje się poprzeczny pas komórek grubościennych, a nad nim w części szczytowej zarodni węższy pas komórek cienkościennych (*stomium*), które rozrywają się po wyschnięciu zarodni, uwalniając dojrzałe zarodniki. Zarodniki tetraedryczne, w położeniu biegunowym od strony dystalnej w zarysie trójkątne z nieco ściętymi wierzchołkami, (32,0)–35,5–(39,0) µm, od strony proksymalnej z trójdzielnym szwem (*trilete*)

o promieniu (14,0)–18,0–(21,0) µm (Stachurska *et al.*, 1970), dojrzewają VII–X. Zewnętrzna warstwa egzyny z gęsto rozmieszczonymi dołeczkowatymi zagłębieniami, skupionymi zwłaszcza w narożach. **Gametofit** (Ryc. 1.6a, b) naziemny lub podziemny, do 2 cm dł., młody bulwiasty, stożkowaty lub cylindryczny, starszy rozrasta się nieregularnie. W naziemnych przedroślach występują chloroplasty, podziemne są bezzieleniowe. Wokół górnej części przedrośla znajduje się tkanka merystematyczna, wytwarzająca po stronie górnej gametangia i parafizy. Gametofity są obupłciowe, lecz dojrzewanie anteridiów i archegoniów jest przesunięte w czasie, co zapobiega samozapłodnieniu (Whittier & Štorchová, 2007). W części wegetatywnej przedrośla na przekroju zaznaczają się trzy wyraźne warstwy: epiderma o silnie zgrubiałych zewnętrznych ścianach, wytwarzająca włośniki, warstwa korowa utworzona z kilku szeregów jajowatych komórek, następnie warstwa palisadowa oraz parenchymatyczny rdzeń. Przedrośle jest mykoheterotroficzne, do wzrostu i rozwoju konieczna jest obecność strzępek grzybów, przerastających warstwę korową i palisadową. W kulturach in vitro dojrzałe gametofity osiągają przeciętnie 6–8 mm dł. i mają strukturę podobną do przedrośli występujących w naturze (Ryc. 2.2). Wzdłuż szczytowych rejonów niektórych dojrzałych przedrośli znajdują się skupiska rodni i zagłębione w epidermie plemnie z licznymi płonnymi parafizami. Niektóre przedrośla nie wykształcają gametangiów. W części brzusznej większości przedrośli występują bardzo liczne ryzoidy (Szypuła *et al.*, 2020; Whittier & Štorchová, 2007).

Liczba chromosomów: istnieje duża rozbieżność danych cytologicznych, prawdopodobnie wynikająca z wewnętrznego zróżnicowania *H. selago* s.l. Najczęściej jest podawana liczba chromosomowa 2n = c. 264 (Manton, 1950). Nieco wyższą liczbę 2n = 272 podają Löve i Löve (Löve & Löve, 1961b). Notowane są również dużo niższe liczby 2n = c. 88 (Wagner, 1992) i 2n = 90 (Sorsa, 1962, 1963a, 1963b). Te różnice są najprawdopodobniej wynikiem różnych poziomów ploidii, aktualnie łączonych z niższymi taksonami w obrębie gatunku (por. zmienność wewnątrzgatunkowa). Niższe wartości 2n = ca. 68 oraz 88 i ca. 90 były podawane z Danii, Islandii, Finlandii i Grenlandii, co wskazywałoby na któryś z pn. taksonów. Wysokie wartości 2n = 264 i ca. 260–272 odnotowano dla okazów pochodzących z różnych stanowisk w Europie, Kanadzie i pn.-wsch. rejonach USA i mogą one dotyczyć podgatunku typowego, lecz nie można wykluczyć,



Ryc. 2.2. Gametofity *Huperzia selago* (L.) Bernh. w hodowli in vitro: a–c – pokrój, d – część szczytowa gametofitu z anteridiami i archegoniami, zdjęcie z mikroskopu skanningowego (SEM), e – przekrój podłużny przez część szczytową z gametangiami. Fot. Wojciech Szypuła, zdjęcia b–e za Szypuła *et al.*, 2020, zmodyfikowane

że występują także u taksonów pn. (Elven *et al.*, 2011). Określenie dokładnej liczby chromosomów i przypisanie poziomów ploidii do konkretnych taksonów wymaga szczegółowych badań w obrębie całego zasięgu gatunku.

Zmienność wewnątrzgatunkowa: gatunek charakteryzuje się dużą zmiennością morfologiczną, morfotypy wykazują nieprzerwany szereg przejść, co przyczyniło się do odmiennego ujęcia taksonomii *H. selago* s.l. Część botaników uważa, że *H. selago* obejmuje pojedynczy gatunek o szerokim zakresie zmienności morfologicznej, z niższymi jednostkami w randze ras, odmian lub podgatunków (Jukonienė *et al.*, 2016; Kukkonen, 2000). Według innych autorów jest to takson zbiorowy, który stanowi grupę odrębnych gatunków (m.in. Elven *et al.*, 2011; Gilman & Testo, 2015; Sekretareva, 2004; Siplivinsky, 1973; Tzvelev, 1999).

Uwzględniając współczesne dane i analizę z użyciem markerów molekularnych większość botaników uznaje jeden gatunek, *H. selago*, składający się z dwóch podgatunków subsp. *selago* i subsp. *arctica* (Tolm.) Á. & D. Löve lub trzech, dodatkowo z subsp. *appressa* (Bach. Pyl. ex Desv.) D. Löve (Jukonienė *et al.*, 2016). Część badaczy traktuje te trzy taksony jako odrębne gatunki (Elven *et al.*, 2011; Gilman & Testo, 2015). Powiązania taksonów *arctica* i *appressa* są nadal dyskutowane. Część autorów traktuje subsp. *appressa* (*H. appressa* (Bach. Pyl. ex Desv.) Á. Löve & D. Löve) jako synonim subsp. *arctica* (*H. arctica* (Grossh. ex Tolm.) Sipliv.) (Jukonienė *et al.*, 2016; Kukkonen, 2000; Stace, 1992; Valentine, 1964). Część badaczy sugeruje również, że takson wyróżniany jako *appressa* jest pochodzenia mieszańcowego. W nowym ujęciu (Hassler, 2023) subsp. *arctica* jest uznawany za synonim subsp. *appressa*; podobnie choć w randze gatunku synonimizuje go POWO (2023). Według Euro+Med Plant DataBase (2023) odrębnym gatunkiem jest *H. arctica* (Tolm.) Sipliv., a takson *appressa* umieszczono w obrębie *H. selago*. Cechy różniące subsp. *selago* i grupę *appressa/arctica* są wyraźne, w przeciwieństwie do różnic między *appressa* i *arctica*: subsp. *selago* – prawdopodobnie tetraploid; rozmnóżki (3,6)4,0–4,4(4,6) mm dł., (3,0)3,3–3,6(3,8) mm szer., nieliczne, najczęściej w jednym okółku (Gilman & Testo, 2015), sporofit zielony, pędy 5–20(30) cm dł., mikrofile odstające lub odchylone, ząbkowane; subsp. *appressa/H. appressa* – prawdopodobnie diploid; rozmnóżki (2,7)3,0–3,4(3,7) mm dł., (1,7)2,0–2,3(2,5) mm szer. (Gilman & Testo, 2015), rozmnóżki w kilku okółkach, ich pozostałości obecne, lecz wyraźne tylko na najmłodszym odcinku pędu, sporofit żółtozielony, mikrofile przylegające, choć u podstawy pędu mogą być odstające, zwykle ząbkowane; subsp. *arctica*/*H. arctica* – prawdopodobnie diploid; rozmnóżki (2,1)2,4–2,7(3,0) mm dł., (1,9)2,1–2,3(2,5) mm szer., bardzo liczne w kilku okółkach (Gilman & Testo, 2015), ich pozostałości utrzymują się i są widoczne przez 5–10 lat, sporofit żółtozielony, pędy 3–8 cm dł., 4–6(8) mm szer., gęsto pokryte dachówkowato zachodzącymi, przylegającymi mikrofilami, mikrofile po 4–6 w nieregularnych okółkach, wąskotrójkątne, zaostrzone, ich brzegi gładkie lub z kilkoma słabo zaznaczonymi ząbkami (Elven *et al.*, 2011). Podgatunek typowy jest szeroko rozprzestrzeniony, natomiast taksony grupy *appressa/arctica* są opisywane jako występujące na obszarach pn. i możliwe jest występowanie ich reliktowych populacji w górach Europy.

Dostál (1984b) dla Europy Środkowej podaje wyłącznie subsp. *selago*, w obrębie którego wyróżnia cztery formy: f. *squarrosa* (Bodino), f. *sarmatica* (Wołoszczak), f. *imbricata* (Neilr.), obecnie synonimizowane z podgatunkiem typowym (Hassler, 2023), i f. *recurva* (Kitaibel) synonimizowana z subsp. *appressa/arctica* (Hassler, 2023). Z Litwy była podawana *H. selago* subsp. *arctica*, identyfikowana na podstawie cech morfologicznych, bez określenia poziomu ploidii (Jukonienė *et al.*, 2016).

Klucz do oznaczania podgatunków

1. Rośliny intensywnie zielone, mikrofile silnie zaostrzone, ± pod kątem prostym odstające od pędu, czasami odgięte w dół, nieprzylegające. Rozmnóżki nieliczne lub brak, do 4,6 mm dł. i 3,8 mm szer., najczęściej w jednym okółku
................***H. selago*** subsp. ***selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart. – **W. widlasty typowy**

1*. Roliny żółtozielone, mikrofile tęgie, stosunkowo szerokie, sztywne, niezbyt silnie zaostrzone, ± łukowato lub prosto wzniesione i silnie zbliżone do pędu, dachówkowato na siebie zachodzące, tylko mikrofile dolne czasem odstające. Rozmnóżki obecne w kilku okółkach, mniejsze, do 3,7 mm dł. i 2,5 mm szer.
............***H. selago*** subsp. ***appressa*** (La Pylaie ex Desv.) D. Löve – **W. widlasty arktyczny**

Gatunek na terenie Polski wykazuje zmienność morfologiczną, na siedliskach niżowych i leśnych występują okazy charakteryzujące się intensywnym ciemnozielonym kolorem, wyraźnym odstawaniem mikrofili („nastroszone" mikrofile) i sporadycznym występowaniem rozmnóżek, natomiast na siedliskach otwartych, zwłaszcza w górach, rośliny są żółtozielone, mają mikrofile przygięte do osi i regularnie wytwarzają liczne rozmnóżki. Osobniki z populacji wysokogórskich, zwłaszcza z obszarów Tatr, Babiej Góry, Karkonoszy, ale także niektórych siedlisk niżowych, wykazują cechy morfologiczne subsp. *appressa/arctica.* Dotychczas nie prowadzono szczegółowych badań cytologicznych i genetycznych polskich populacji *H. selago*, jednak wstępne badania przeprowadzone dla morfologicznie różnych okazów karkonoskich nie wykazały różnic w zawartości DNA (P. Tomaszewska, E. Gola, E. Szczęśniak, 2022, materiały niepublikowane). W Polsce nie potwierdzono dotychczas występowania podgatunków innych niż typowy.

Używana w literaturze dotyczącej obecnego terenu Polski nomenklatura niższych podjednostek w obrębie taksonu nie jest spójna. W obrębie gatunku wyróżniano dwie główne jednostki: niżową/leśną i górską/siedlisk otwartych. Schube ze Śląska i Sudetów podawał wyłącznie takson typowy, a f. *recurvum* Kit. (obecnie synonim subsp. *appressa/arctica*) tylko z Baraniej Góry i Czantorii (Beskid Śląski; Schube, 1903). Berdau w Karpatach wyróżnił dwie odmiany: *imbricatum* i *recurvum* (Berdau, 1890), co odpowiada obecnym podgatunkom typowemu i *appressa/arctica*. Raciborski wyróżnił var. *recurva* Desv. i var. *appressa* Desv., obie podane nazwy to obecnie synonimy subsp. *appressa/arctica*, choć w założeniach autora miały być to taksony niżowy i górski (Raciborski, 1919). Pawłowski (1956) w Tatrach odnotował dwie formy: 1) formę leśną i zaroślową for. *laxum* Desv., która obecnie odpowiada podgatunkowi typowemu, oraz 2) formę wysokogórską, zapisaną jako for. *imbricatum* Neilr., co również jest obecnie synonimem podgatunku typowego. Dodatkowe zamieszanie wprowadził Pawłowski przez zaproponowaną synonimizację tych form. Podane jako synonimy formy niżowej var. i for. *recurvum* oraz *L. recurvum* Kit. (= var. et for. *recurvum auct. p.p.; L. recurvum* Kit.; Pawłowski, 1956) są obecnie synonimizowane z subsp. *appressa/arctica*. Dla formy wysokogórskiej Pawłowski podał zapis (= var. *adpressum* Pawł., non *L. adpressum* [Desv.] Petr.), przy czym var. *adpressum* Pawł. nie jest podawany w bazach taksonomicznych, także jako synonim, a wykluczony przez Pawłowskiego *L. adpressum* = *L. appressum* [Desv.] Petr. obecnie jest również synonimem subsp. *appressa/arctica*. Współczesne flory nie wyróżniają f. *laxum,* f. *imbricatum* i f. *recurvum*.

Biologia i ekologia: bylina, chamefit zielny, rozprzestrzeniający się poprzez zarodniki, a populacje górskie także za pomocą rozmnóżek. Rozmnóżki pełnią rolę elementów reprodukcyjnych, umożliwiając skrócenie wieloletniego cyklu życiowego. Z rozmnóżek zebranych na stanowiskach w Babiogórskim PN wyizolowano nowy gatunek endofita, opisany jako *Paraconiothyrium babiogorense* Budziszewska (Pleosporales) (Budziszewska *et al.*, 2011). Sporofity wytwarzają bardzo liczne i lekkie zarodniki, które mogą być roznoszone na znaczne odległości. Jak podają Headley i Callaghan trzynastoletni osobnik może wytworzyć 24×10^7 spor, jednak ich żywotność jest niska i wynosi 6,7% (Headley & Callaghan, 1990). Nie wiadomo jak długo zarodniki zachowują zdolność kiełkowania. Bruchmann podawał, że w naturze prawdopodobnie kiełkują po upływie 3–5 lat (Bruchmann, 1898). Badania eksperymentalne pokazały, że w warunkach in vitro kiełkowało zaledwie 0,1% zarodników i to dopiero po 6–18 miesiącach inkubacji na odpowiednich pożywkach, w ciemności. Kiełkowały wyłącznie zarodniki zebrane w okresie wiosennym, w IV i V, a światło było inhibitorem tego procesu. Gametofity dojrzałość zaczynały osiągać po upływie 6 do 12 miesięcy od wysiewu (Szypuła *et al.*, 2020; Whittier & Štorchová, 2007). Ekologia gametofitów w naturze pozostaje niemal nieznana.

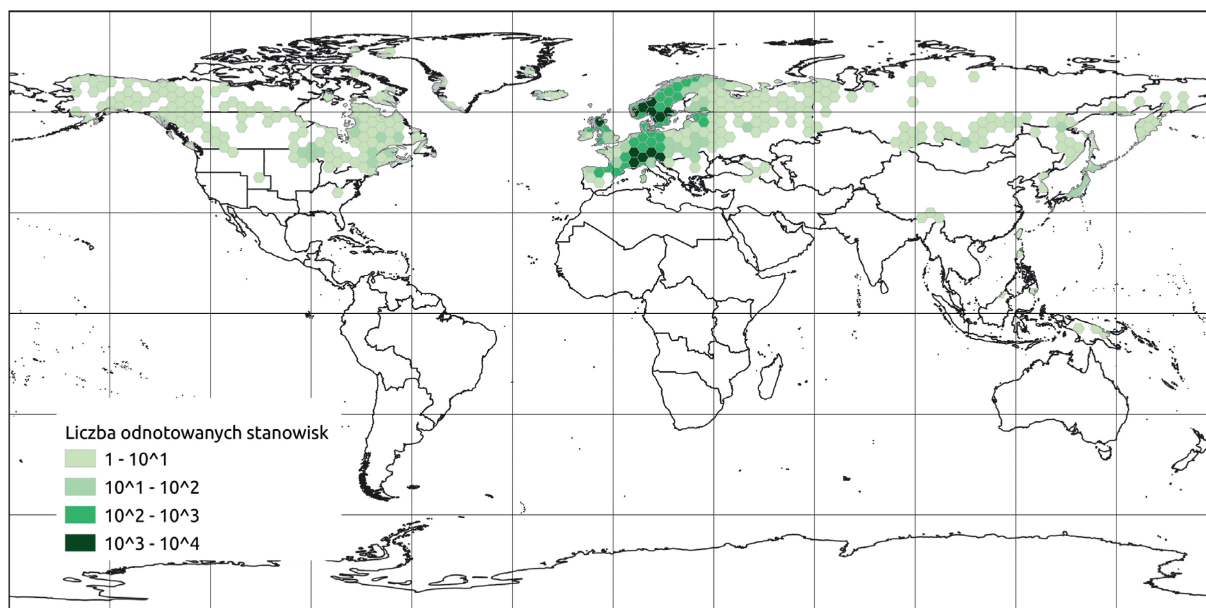
Wroniec występuje na siedliskach cienistych, półcienistych do pełnego słońca, od zimnych do umiarkowanych, najczęściej na glebach kwaśnych (tolerowany zakres pH wynosi 3,2–6,0), ubogich i umiarkowanie ubogich, wilgotnych i świeżych, wykształconych na rumoszu skalnym, piargu i żwirze, glinach ciężkich i iłach, często z zaznaczonym procesem bielicowania (rankery, gleby bielicowe, bielice; Piękoś-Mirkowa & Mirek, 2003; Zarzycki *et al.*, 2002). W górach rośnie często na glebach b. płytkich, na obszarze Babiogórskiego PN zwykle nieprzekraczających 10 cm głębokości, zaliczanych do płytkich regosoli i litosoli (Miechówka *et al.*, 2004). Spotykany jest również na tangel rędzinach, w których powierzchniowy poziom organiczny jest silnie



Ryc. 2.3. Siedliska wysokogórskie *Huperzia selago* (L.) Bernh.: a – na rumoszu skalnym, b – w murawie wysokogórskiej z *Oreojuncus trifidus* (L.) Záv. Drábk. & Kirschner (= *Juncus trifidus* L.), c – w mozaice wysokogórskich wrzosowisk i muraw. Fot. Ewa Szczęśniak

zakwaszony (Piękoś-Mirkowa & Mirek, 2003). Liczby wskaźnikowe: L 2–5, T 1–3, H 3–4, R 2–3, Tr 2–3, S 0.

Populacje niżowe liczą zwykle od kilku do kilkunastu osobników, populacje górskie są znacznie większe, obejmują kilkadziesiąt, kilkaset, a czasem więcej osobników. Na niżu i w niższych położeniach górskich najczęściej rośnie w buczynach, borach świerkowych, sztucznych świerczynach na siedlisku buczyny, rzadziej w innych zbiorowiskach leśnych, w górach w murawach i wrzosowiskach subalpejskich i alpejskich, a także w zaroślach kosodrzewiny na rumoszu skalnym i w lukach w górnoreglowych świerczynach (Ryc. 2.3).

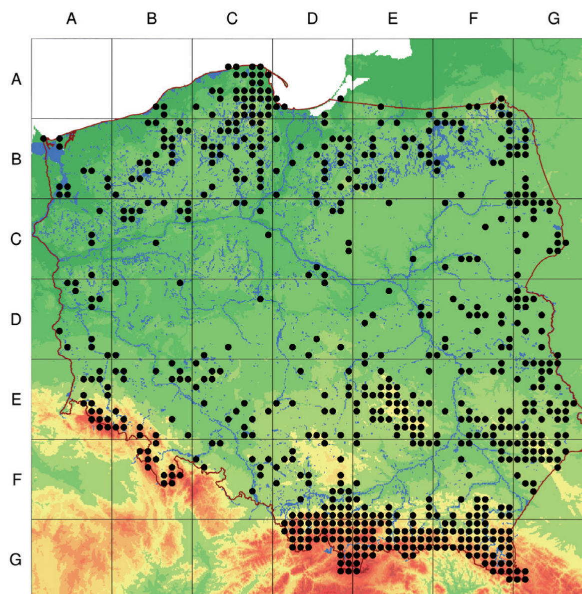


Ryc. 2.4. Mapa rozmieszczenia *Huperzia selago* (L.) Bernh. na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)

Zbiorowiska roślinne: na niżu notowany był w lasach grądowych (All. *Carpinion betuli*, Cl. *Carpino-Fagetea sylvaticae*; Jakubowska-Gabara & Jost-Jakubowska, 1978), łęgach jesionowo-olszowych *Fraxino-Alnetum* W. Mat. 1952 (All. *Fraxino-Quercion roboris*, Cl. *Alno glutinosae-Populetea albae*) i olsach torfowcowych *Sphagno squarrosi-Alnetum* Sol.-Górn. (1975) 1987 (All. *Alnion glutinosae*, Cl. *Alnetea glutinosae*). Na niżu i w niższych położeniach górskich występuje w kwaśnych (All. *Luzulo-Fagion sylvaticae*) i żyznych buczynach (All. *Fagion sylvaticae*, Cl. *Carpino-Fagetea sylvaticae*). Rośnie także w borach (Cl. *Vaccinio-Piceetea*), na wyżynach w zespole jodłowego boru mieszanego *Abietetum albae* Dziubałtowski 1928 (All. *Abieti-Piceion*, O. *Athyrio filicis-Piceetalia*), w górach w świerczynach górnoreglowych (All. *Piceion excelsae*, O. *Piceetalia excelsae*), rzadko obserwowany w borach sosnowych (O. *Pinetalia sylvestris*). W piętrze alpejskim i subalpejskim notowany z wysoką stałością w wysokogórskich murawach z Cl. *Juncetea trifidi*. Występuje także na rumoszu w lukach wysokogórskich wrzosowisk i borówczysk (Cl. *Calluno-Ulicetea*; Cl. *Loiseleurio procumbentis-Vaccinietea*) i zarośli kosodrzewiny (All. *Pinion mugo*, Cl. *Roso pendulinae-Pinetea mugo*).

Zasięg geograficzny: gatunek cyrkumborealny, z dysjunkcją w Ameryce Pn., o słabym charakterze oceanicznym (Rothmaler, 2002), wg Zarzyckiego i wsp. (Zarzycki *et al.*, 2002) neutralny wobec kontynentalizmu. Zasięg obejmuje borealną i umiarkowaną strefę Europy, Azji i Ameryki Pn. W Ameryce Pn. stanowiska w części wsch. i zach. kontynetu, w Azji od Wysp Japońskich, przez prowincje Jilin i Xinjiang w Chinach (Zhang & Iwatsuki, 2013), pn. część Rosji (dość liczne stanowiska na pn.-wsch. i pd.-zach. od Jeziora Bajkał; Malyshev & Peshkova, 1979). Ze względu na zmiany w ujęciu niższych taksonów [synonimizacja, wydzielanie jako odrębne gatunki lub rodzaje, np. *H. selago* subsp. *chinensis* (Christ) Á. Löve & D. Löve = *H. chinensis* (Christ) Ching, *H. selago* var. *miyoshiana* (Makino) Taylor & MacBryde = *H. miyoshiana* (Makino) Ching, *H. selago* var. *porophila* (F. E. Lloyd & Underw.) Á. Löve & D. Löve = *H. porophila* (F. E. Lloyd & Underw.) Holub, *H. selago* subsp. *dentata* (Herter) Valentine = *Phlegmariurus dentatus* (Herter) Arana], zasięg *H. selago* s.str. wymaga szczegółowych badań. W Europie występuje powszechnie od Islandii, Półwyspu Skandynawskiego po pn. obszary krajów śródziemnomorskich, gdzie rośnie wyłącznie w górach: Apeniny, Pireneje, góry Półwyspu Bałkańskiego, Krety, Sardynii oraz Kaukaz (Valentine, 1964). Dla pn. Europy Elven i wsp. (Elven *et al.*, 2011) podają wyłącznie *H. arctica* na archipelagu Svalbard i wyłącznie *H. appressa* w pn. Norwegii. Przebieg pn. granicy zasięgu geograficznego podgatunku typowego wymaga szczegółowych badań (Ryc. 2.4).

Rozmieszczenie w Polsce: gatunek notowany na całym obszarze, od niżu po góry. Na niżu rozproszony, podawany zwłaszcza w pn. i wsch. części kraju oraz w pasie wyżyn; w pn. części kraju relikt glacjalny. W górach częsty, zwłaszcza w wyższych pasmach Karpat, w Tatrach i na Babiej Górze pospolity, notowany także w Bieszczadach, rzadszy w Beskidzie Niskim. W Sudetach ze względu na charakter pasma rzadki, na Pogórzu i w Górach Kaczawskich wymarły (Kwiatkowski, 2006a), częstszy w Masywie Śnieżnika (Szeląg, 2000), bardzo częsty jedynie w Karkonoszach (Ryc. 2.5). Zasięg pionowy: od lasów niżowych po piętro turniowe, w Sudetach sięga do 1600 m n.p.m. (Śnieżka bez zdewastowanego wierzchołka), a w Karpatach po najwyższe szczyty Tatr.



Ryc. 2.5. Mapa rozmieszczenia *Huperzia selago* (L.) Bernh. w Polsce (Zając & Zając, 2001, uzupełnione i zaktualizowane)

Substancje zapasowe i metabolity wtórne: dostępne informacje dotyczą gatunku, bez wyróżniania podgatunków. U *H. selago* potwierdzono glikozydy flawonowe w ilości 1–2%, spośród których zidentyfikowano selaginozyd (Muszyński, 1955) oraz trycynę i selahinę (Voirin & Jay, 1978). Najlepiej poznaną grupą związków są alkaloidy (Hegnauer, 1962, 1986; Ma & Gang, 2004). Muszyński (1934, 1946a, 1946b, 1948, 1955), pionier badań fitochemicznych widłaków, z ziela *H. selago* wyizolował mieszaninę alkaloidów, którą nazwał selaginą. Stosując metody chromatograficzne Achmatowicz i Rodewald wyodrębnili z niej alkaloidy: likopodynę, alkaloid L8, akryfolinę, likodolinę i pseudoselaginę (Achmatowicz & Rodewald, 1956). Jak wykazały późniejsze badania, alkaloid L8 okazał się identyczny z likodoliną (Ayer & Iverach, 1962). W tkankach *H. selago* występuje co najmniej 13 alkaloidów: akryfolina, 12-epilikodolina (pseudoselagina), likodolina, likopodyna, selagolina, serratidinina, 6*β*-hydroksyhupercyna A, *α*- i *β*-obskuryna, hupercyna A (selagina) i B, serratina oraz lucidolina (Achmatowicz & Rodewald, 1955b, 1956; Ayer & Kasitu, 1989; Ayer *et al.*, 1989; Ma *et al.*, 1998; Rodewald & Grynkiewicz, 1968; Staerk *et al.*, 2004; Szypuła & Pietrosiuk, 2021a). Rzadko podawana jest annotynina, charakterystyczna dla *Spinulum annotinum.* Ostatnio w gametofitach zidentyfikowano kilka nowych alkaloidów, nienotowanych lub niepotwierdzonych dotychczas w sporofitach (Szypuła *et al.*, 2020). Są to deacetylofawcettyna, fawcettyna, 16-hydroksyhupercyna B, deacetylolikoklawina, annopodyna, likopekuryna, des-*N*-metylofastigiatyna oraz flabellina.

Zastosowania: od dawna znano drażniące i czyszczące właściwości widłaków, szczególnie *H. selago*, który w aptekach nazywano *Muscus catharticus* (mech przeczyszczający), a po niemiecku *Purgiermoss*. O trujących właściwościach widłaków, a zwłaszcza *Huperzia*, wspominali b. często botanicy już od XVI w., mało zaś one interesowały lekarzy, farmakologów, toksykologów (Muszyński, 1946a, 1946b). Według Muszyńskiego (Muszyński, 1946a, 1946b), polski botanik i lekarz z XVI w. Marcin z Urzędowa pod nazwą *Spica sarmatica wroniec* opisał widłaka o trujących właściwościach. Marcin z Urzędowa (1595) pisał: *W Polsce tego ziela dosyć przy borzech, przy lugach* (...). *Rozmaicie je zowią, jedni Widłak, drudzy Wroniec. Aptekarze z Wenecyiey Spicum sarmaticum* (...). *To ziele bardzo dobre przeciw truciznom, warząc w piwie, a pijąc wymiecie wszelakż truciznę rzecz doświadczona. A kto go nie zrzuci, a miałby truciznę tedy śmiertalny człowiek.*

Szymon Syreniusz wymieniał *H. selago* jako *widłak, widłaczek, wroniec, Spica sarmatica, Muscus corniculatus, Muscus bifurcatus.* Według Syreniusza *wiele tego ziela przy borach, na mokradłach, kępiasto w naszej Sarmacyey rośnie, y ztąd go niektórzy* (...) *Spicam sarmaticum nazywają.* Wroniec był zalecany przez Syreniusza jako silnie działający środek wymiotny. Sy-

reniusz pisał: *Moc i skutki – Truciznę wszelaką w trunku albo potrawie zadaną, wymiotami albo kartuszem dostatecznie wyrzuca w piwie, w wodzie albo w winie warzone, a trunkiem ciepło raz, trzy używane, jest doświadczonem lekarstwem. A gdzie go kto, truciznę w sobie maioc nie zrzucił, ten jest śmiertelny* (Syreński, 1613).

W polskim piśmiennictwie botanicznym Kluk (1808) wymieniał i opisał sześć gatunków widłaków, w tym włóczęgę wrońca i pisał o nim: *Wieśniaczki niektóre zwykły tej rośliny przeciwko mniemanym czarom zażywać z wielkiem niebezpieczeństwem, gwałtowne bowiem wymioty wzbudza*. Jundziłł (1791) w rozdziale o *H. selago* pisał, że *sławna ta iest roślina na Pospólstwa z mniemanych swych na czary skutków; a co jest pewna, wznieca gwałtowne i niebezpieczne womioty*. Gerald-Wyżycki uważał wrońca za roślinę silnie trującą, chociaż mylnie przypisywał te właściwości *pyłkowi* (zarodnikom), a nie zielu. Według autora: *Zabobonne pospólstwo używa tego proszku jako środka przeciw zaczarowaniu*. Co istotne, podkreślał, że ze względu na silne wymiotne właściwości surowca, nigdy nie może być stosowany wewnętrznie. Wskazywał natomiast zastosowanie weterynaryjne *na wszy u bydląt* (Gerald-Wyżycki, 1845). Biegański (1894) pisał, że *H. selago* ma *Smak ziela gorzkawy, drażniący i dławiący w gardle. Obficie znajduje się na Łysych górach i w Karpatach*. Kosteletzky (1831) podawał, że *H. selago* niegdyś było w użyciu jako środek przeczyszczający, wymiotny, przeciwrobaczny oraz pobudzający miesiączkowanie, jednak w większych dawkach trujący. Odwar lub nalewka z *nietoty* (Tatry i Podhale) były stosowane do wywoływania wymiotów i spędzania płodu (Kujawska *et al.*, 2016). U ludności Kaukazu *H. selago* (po gruzińsku *Howski*) stosowany był do niszczenia pasożytów u zwierząt domowych. W niektórych rejonach Rosji był lekiem ludowym, stosowanym zewnętrznie jako składnik maści, także w stanach zapalnych oczu. Na lecznicze i trujące właściwości *H. selago* zwrócił uwagę Hegi (1906), pisząc, że odwar z rośliny bywał używany w niektórych okolicach Tyrolu i Prus Wschodnich do tępienia wszy u ludzi i zwierząt.

Poczynając od roku 1664 zarodniki widłaków (likopodium), także z *H. selago* (*Sporae Lycopodii, Farina Lycopodii, Lycopodium*), były zamieszczone w taksach aptekarskich jako środek oficynalny; stosowano je powszechnie jako zasypkę dla niemowląt, puder do ran oraz przysypkę do pigułek (Muszyński, 1946a).

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: w Polsce uwzględniony na czerwonej liście z 1981 r. jako częsty w górach, rzadki na niżu (RL), w 2006 r. kat. VU, ale tylko populacje niżowe, obecnie bliski zagrożenia NT (Tabela 5). W niektórych regionach jest jeszcze często spotykany, zwłaszcza w górach. Izolowane populacje, głównie na niżu, są narażone na wyginięcie. W ostatnich latach obserwowano zamieranie roślin w Karkonoszach w wyniku suszy letniej, m.in. w 2015 r. Regionalnie uznany za zagrożony w znacznej części kraju: CR (OSl), EN (Wp, NPp), VU (Pśr, Kr, WMp), NT (PGd), LC (DSI, GSI; Tabela 6). W skali Europy niezagrożony.

Ochrona prawna: w Polsce chroniony od 1946 r., w latach 1983–1995 podlegał ochronie częściowej, 1995–2014 pod ochroną ścisłą, od 2014 r. pod ochroną częściową (Tabela 7).

Górskie populacje znajdują się na terenie PN, co gwarantuje im kompleksową ochronę. Siedliska, w których występuje, są chronione w systemie Natura 2000 jako 8110 – piargi i gołoborza krzemianowe, 6150 – wysokogórskie murawy acidofilne, 4060 – borealne i alpejskie wrzosowiska (dla Polski przetłumaczone jako wysokogórskie borówczyska bażynowe), 4070 – zarośla kosodrzewiny, 9410 – górskie bory świerkowe, 91P0 – jodłowy bór świętokrzyski, 9420 – górski bór limbowo-świerkowy, 9110 – kwaśne buczyny, 9130 – żyzne buczyny, 9160 – grąd subatlantycki, 9170 – grądy środkowoeuropejski i subkontynentalny, 91E0-3 – łęgi jesionowo-olszowe.

Podrodzina: Lycopodielloideae W. H. Wagner & J. M. Beitel ex B. Øllg. – Widłaczkowe

Lycopodielloideae W. H. Wagner & J. M. Beitel ex B. Øllg., Nordic. J. Bot. 33(2): 195 (2015)

Pędy na całej długości rozgałęzione anizodichotomicznie (pseudomonopodialnie), zróżnicowane na pędy pozornie główne o nieograniczonym wzroście, płożące się pod ziemią lub na jej powierzchni oraz pozornie boczne, zwykle krótsze, łukowato wygięte i kończące się systemem rozgałęzień, u niektórych gatunków o drzewkowatym pokroju. Kłosy zarodnionośne

na szypułach lub siedzące, w części szczytowej pędów pozornie bocznych, pojedynczych lub rozgałęzionych dichotomicznie. Sporofile zwykle niewiele różniące się od trofofili, krótkotrwałe, zebrane w gęste, szczytowe kłosy. Zarodnie w pachwinie sporofila lub siedzące u jego nasady.

Podrodzina obejmuje łącznie 54 gatunki (PPG I, 2016) klasyfikowane w pięciu rodzajach: *Lycopodiella* Holub, *Pseudolycopodiella* Holub, *Latheristachys* Holub, *Palhinhaea* Franco & Vasco i w nowo wydzielonym rodzaju *Brownseya* (Chen *et al.*, 2022).

2. Rodzaj: *Lycopodiella* Holub – Widłaczek

Lycopodiella Holub, Preslia (Praha) 36: 20–22 (1964)
gatunek typowy: *Lycopodium inundatum* Linné, Sp. Pl. 2: 1102 (1753)

Pierwotnie widłaczki włączano do rodzaju *Lycopodium*, a propozycje wydzielenia tej grupy nie zostały zaakceptowane. Uznana została dopiero propozycja Holuba, wydzielająca niewielki rodzaj *Lycopodiella* (Holub, 1964). Obecnie, w zależności od ujęcia, obejmuje on według różnych autorów od 12 (Hassler, 2023) do ok. 40 gatunków (POWO, 2023) o zasięgu cyrkumborealnym lub tropikalnym, z centrum różnorodności w Ameryce Pd. (POWO, 2023). W Polsce występuje tylko jeden gatunek.

Sporofity tego rodzaju to zwykle niewielkie rośliny, najczęściej z płożącym się po ziemi, stosunkowo krótkim, pozornie głównym pędem, rozgałęziającym się anizodichotomicznie (pseudomonopodialnie) i ukorzeniającym się, z gęsto ułożonymi, wąskolancetowatymi trofofilami, 5–7 mm dł. Z pędów płożących wyrastają nierozgałęziające się, wzniesione pędy płodne, przeważnie z pojedynczym kłosem zarodnionośnym na szczycie. Mikrofile na pędach wzniesionych lancetowate, gęsto ustawione, w części szczytowej zastępowane przez jajowate, ząbkowane, zwężające się w lancetowaty kończyk sporofile. Kłosy zarodnionośne siedzące, młode często słabo odgraniczone od płonnej części pędu, wyraźniej zaznaczone w trakcie dojrzewania zarodników. Zarodniki prawie kuliste, z siatkowatą rzeźbą powierzchni. Liczba chromosomowa: x = 78.

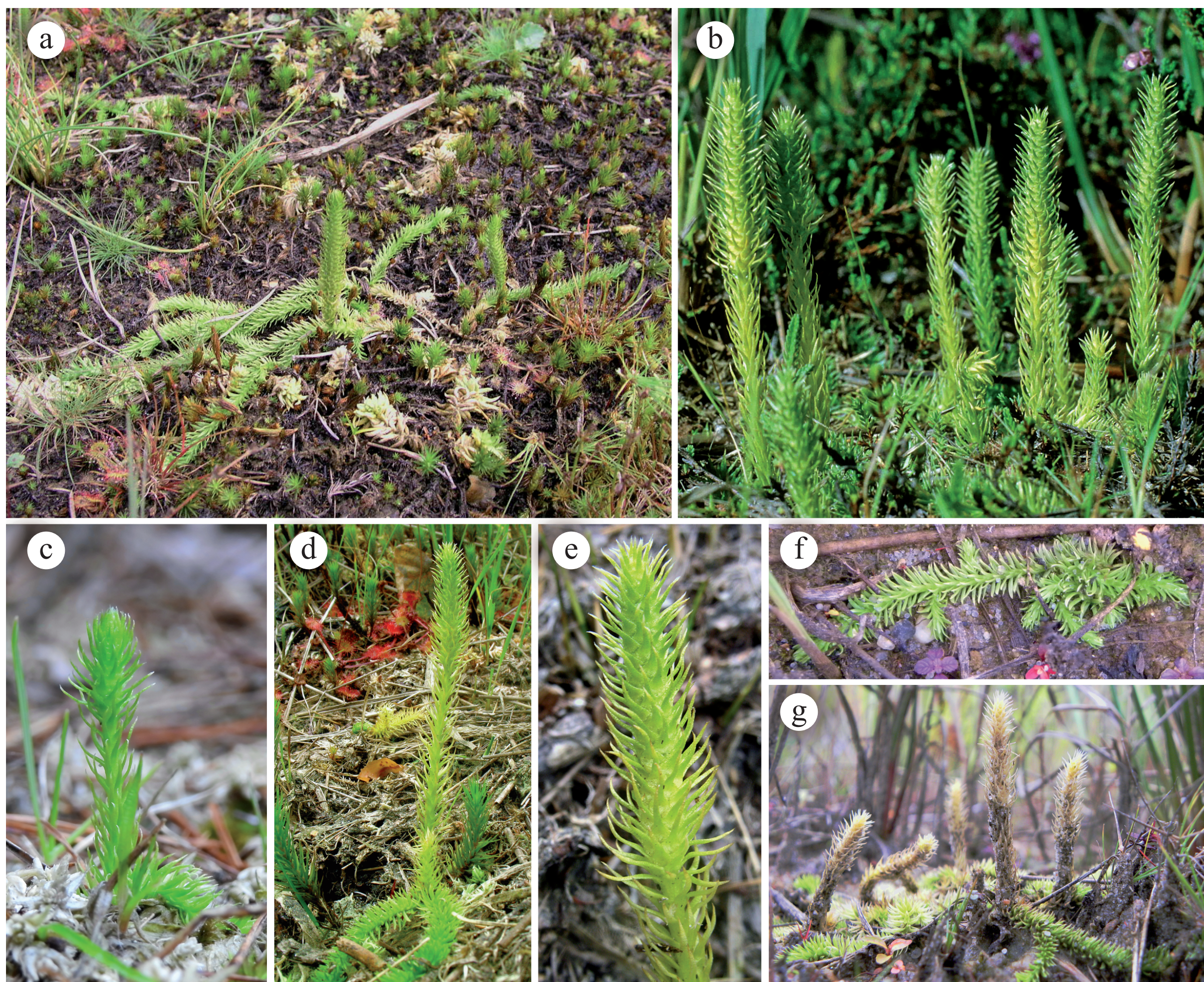
2. *Lycopodiella inundata* (L.) Holub – Widłaczek torfowy

Lycopodiella inundata (L.) Holub, Preslia [Praha] 36: 16–22 (1964)

Lektotyp: Herb. Linn. No. 1257.8 (LINN); Jonsell & Jarvis, Nordic J. Bot. 14: 147 (1994). **Bazonim:** *Lycopodium inundatum* Linné, Sp. Pl. 2: 1102 (1753). **Synonimy:** *Lycopodium palustre* Lam., Fl. Fr. 1: 33 (1779), nom. illeg.; *Plananthus inundatus* (L.) P. Beauv., Prodr. Aetheogam. 111 (1805); *Lepidotis incurva* Opiz, Kratos (Praha) 4:17 (1819); *Lycopodium pallidum* Nessel, non Hook. & Grev. (1831); *Lepidotis inundata* (L.) Opiz, Seznam 195 (1852); *Lepidotis inundata* (L.) C. Börner, Volksflora (Fl. f. d. deutsche Volk) 285 (1912).

Gatunek opisał Linneusz w 1753 r. Po wydzieleniu rodzaju *Lycopodiella* epitet gatunkowy został utrzymany. Nazwa gatunku pochodzi od łac. *inundátus* = zatapiany, zalewany, żyjący w miejscach zalewanych i nawiązuje do siedlisk zajmowanych przez gatunek. Nazwa polska odnosi się do jednego z siedlisk gatunku.

Sporofit (Ryc. 2.6) o pędach zróżnicowanych na plagiotropowe i ortotropowe, pędy płożące na powierzchni ziemi krótkie, do 10(20) cm dł., słabo rozgałęzione, z licznymi korzeniami przybyszowymi, zielone, z mikrofilami gęsto ustawionymi, skierowanymi w jedną stronę. Pędy wzniesione krótkie, 6–10(15) cm wys., nierozgałęzione, z pojedynczym, siedzącym kłosem zarodnionośnym na szczycie; w ciągu roku rozwija się zwykle jeden, rzadko 2–3(5). Mikrofile słabo dimorficzne. Trofofile na pędach płożących i wzniesionych jednakowe, ustawione gęsto, skrętolegle, z wyraźnym nerwem na spodniej stronie, b. wąskolancetowate, stopniowo przechodzące w długi, wyciągnięty, szydlasty kończyk, całobrzegie, niekiedy z pojedynczymi ząbkami. Sporofile zebrane w kłos, dojrzałe żółtozielone, w dolnej części szerokojajowate, na stronie



Ryc. 2.6. *Lycopodiella inundata* (L.) Holub: a – pokrój, widoczne pędy plagiotropowe i ortotropowe z kłosami, b – okaz dorosły, liczne pędy otrotropowe z kłosami, c–d – pędy ortotropowe z kłosami, pokrój, e – zbliżenie kłosa, f – okaz juwenilny, pędy plagiotropowe, g – kłosy i pędy ortotropowe zamierające po uwolnieniu zarodników. Autorzy zdjęć: a – Zbigniew Celka; b – Wojciech Paul; c, f, g – Ewa Szczęśniak; d, e – Wojciech Szypuła

grzbietowej (odosiowej) z wyraźną poprzeczną, dość szeroką listwą i z jednym lub dwoma wyraźnymi ząbkami na górnej krawędzi, która przechodzi w długi, całobrzegi kończyk, do 1½× dłuższy od pozostałej części sporofila. Kłosy zarodnionośne 2–3(5) cm dł., 5–7 mm śr., na szczycie nieco zwężone, prawie tak długie, jak płonne części pędów, na których są osadzone. Gęste ustawienie zachodzących na siebie dachówkowato trofofili i sporofili zaciera granicę kłosa. Zarodnie poprzecznie owalne, jasnożółte, z niewyraźnie siatkowatą, zgrubiałą powierzchnią doosiową, pękają z boku poprzeczną szczeliną. Zarodniki b. liczne, tetraedryczne, w zarysie trójkątnokoliste lub koliste, (46,0)–50,0–(58,0) µm w położeniu biegunowym, z trójdzielnym szwem (*trilete*) na biegunie proksymalnym, o promieniu (15,0)–17,0–(21,0) µm (Stachurska *et al.*, 1970), żółte. Powierzchnia egzyny z gęsto ułożonymi, falisto przebiegającymi, łączącymi się ze sobą listewkami. Zarodniki dojrzewają VII–IX. **Gametofit** częściowo naziemny, zielony, asymilujący, krótko żyjący; młody gametofit 2,6 mm dł., dojrzały do 3,6 mm dł., rzadko przekracza 5 mm śr. Gametofit ma kształt buraka lub cylindra, z płasko rozłożonymi, zielonymi, jedno- lub wielowarstwowymi, asymilującymi płatami w tarczkowatej części nadziemnej i niezbyt licznymi, bezbarwnymi chwytnikami (ryzoidami) na zwężającej się części podziemnej (Bruce, 1972; Goebel, 1887). Wewnątrz dolnej części przedrośla występuje warstwa zawierająca endosymbionty, grzyby z grupy Glomeromycota (Pressel *et al.*, 2016). Młode, 6–8 komórkowe gametofity mogą wejść w stan spoczynku, a dojrzałość osiągać nawet po 10 latach (Eames, 1942; Gifford & Foster, 1989). Gametangia rozwijają się poniżej nasady płatów w części szczytowej przedrośla, z jednej strony rodnie, a z drugiej plemnie. Po zapłodnieniu powstaje zygota otoczona grubą ścianą, mająca charakter przetrwalnika, która po okresie spoczynku lub

przetrwaniu niekorzystnych warunków może rozwijać się, tworząc protokorm. Protokorm przerasta przez gametofit, zazielenia się i na dolnej powierzchni wytwarza korzenie przybyszowe, a na górnej dość liczne młodociane mikrofile ze szparkami. W tym stadium protokorm oddziela się od gametofitu.

Liczba chromosomów: diploid, 2n = 156 (Dostál, 1984b; Valentine, 1964; Kanada – Löve, 1976); n = 78 (Finlandia – Sorsa, 1961; Wielka Brytania – Manton, 1950; USA – Bruce, 1976c; Wagner, 1992).

Zmienność wewnątrzgatunkowa: gatunek o małej zmienności. Wyróżniane dawniej niższe jednostki: f. *funiforme* Noiselle ex Nessel, f. *furcatum* Fernald i var. *rigidum* Spring są obecnie uznawane za synonimy *L. inundata*, a var. *robustum* R. J. Eaton ma obecnie status mieszańca *L.* ×*robusta* (R. J. Eaton) A. Haines [*L. alopecuroides* (L.) Cranfill × *L. inundata* (L.) Holub]. Niższe taksony podawane z Ameryki uzyskały rangę gatunków: *Lycopodium inundatum* var. *alopecuroides* (L.) Tuck. = *Lycopodiella alopecuroides* (L.) Cranfill, *Lycopodium inundatum* var. *pinnatum* Chapm. = *Lycopodiella prostrata* (R. M. Harper) Cranfill. *Lycopodium inundatum* var. *bigelowii* Tuck., *Lycopodiella bigelowii* (Tuck.) Holub oraz *Lycopodium inundatum* var. *adpressum* Chapm. i subsp. *adpressum* (Chapm.) Clute obecnie są synonimizowane i wydzielane jako *Lycopodiella appressa* (Chapm.) Cranfill (POWO, 2023).

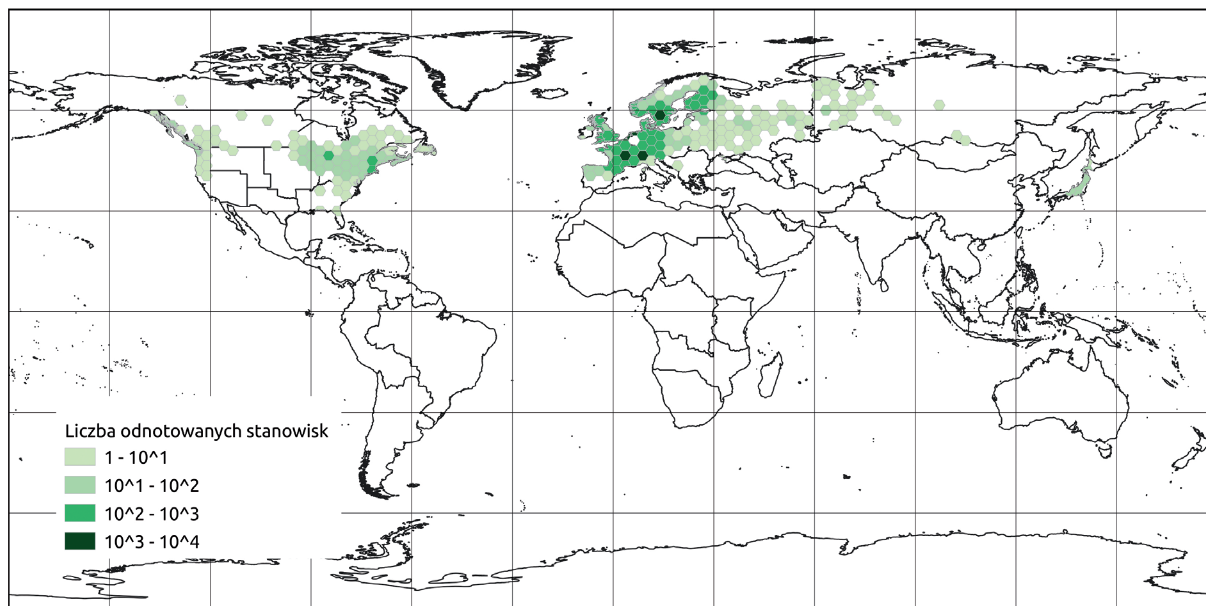
Mieszańce: w Polsce tylko jeden gatunek, brak mieszańców.

Biologia i ekologia: sporofit krótko żyjący, rzadko jednoroczny, częściej kilkuletni chamefit. Badania genetyczne materiału z Wysp Brytyjskich sugerują, że *L. inundata* rozmnaża się głównie wegetatywnie (Crane, 2002). Starsze części płożącego się pędu obumierają corocznie i rośliny odnawiają się z zimujących pąków, znajdujących się u nasady pędów płodnych, tworząc w następnym roku nowe pędy. Bardzo rzadko w kątach nasady mikrofili pędu płożącego rozwijają się bulwki, z których po obumarciu rośliny wyrastają nowe pędy. Kłos i cały pęd płodny obumierają po wysypaniu się zarodników. Zarodniki kiełkują zaraz po wysypaniu z zarodni. Na jednym przedroślu może wyrosnąć nawet kilka sporofitów.

Gatunek światłolubny, stenotypowy, związany z siedliskami wilgotnymi i kwaśnymi, oligotroficznymi lub dystroficznymi, zwykle występuje na podłożu mułowo-torfowym, zalegającym na mokrym piasku, np. na torfowiskach, w zabagnieniach międzywydmowych, brzegach jezior oligotroficznych. Obficie występuje na obszarach o niezakłóconych stosunkach wodnych. W miejscach z dużym wahaniem wód gruntowych liczebność populacji zmniejsza się, szczególnie w suchych latach (Kucharski & Kurzac, 1996). Liczby wskaźnikowe: L 4–5, T 3–4, H 5, R 2, Tr 1–3, S 0.

Lycopodiella inundata jest gatunkiem słabym konkurencyjnie, przywiązanym do otwartych i dobrze uwilgoconych siedlisk o niskiej, luźnej roślinności. Na siedliskach pozbawionych konkurencji odnotowano b. liczne pędy płodne (> 800 na m^2; Kiedrzyński *et al.*, 2015). Gdy następuje zwarcie runi, liczba pędów płodnych spada i z czasem gatunek zanika. Wskutek degradacji naturalnych siedlisk coraz częściej zajmuje siedliska antropogeniczne o odpowiedniej wilgotności: doły potorfowe, piaskownie, żwirownie, brzegi stawów potorfowych (Cieszko & Kucharczyk, 1997, 1999a, 1999b; Čeřovský & Vágenknecht, 1999; Czarnecka, 2000; Dostál, 1984b; Kiedrzyński *et al.*, 2015; Nowak & Nowak, 2006; Podgórska, 2007; Spałek, 1995, 2003). Niejednokrotnie skupienia *Lycopodiella* pojawiają się na odsłoniętych dnach stawów mezotroficznych, ze stagnującą miejscami wodą o głębokości do 5 cm, na piaszczystym lub piaszczysto-mulistym podłożu. Wystąpienia te pojawiają się w pierwszym lub drugim roku po osuszeniu zbiornika i zajmują niewielką powierzchnię, maksymalnie 10–50 m^2 (Spałek, 2017).

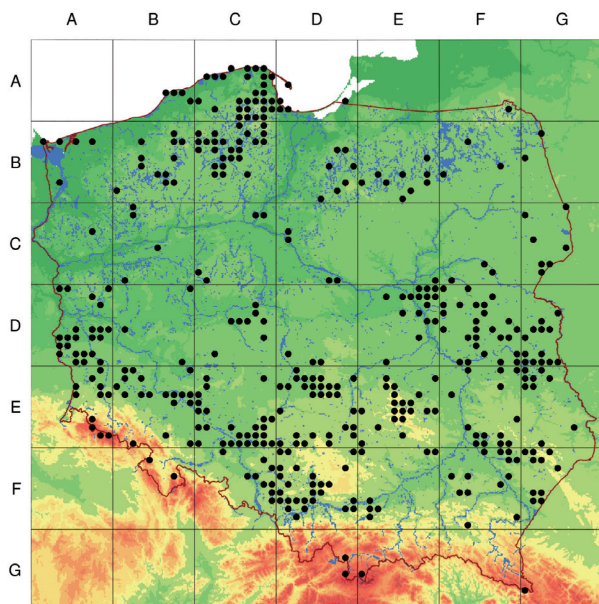
Zbiorowiska roślinne: rośnie głównie na torfowiskach przejściowych, w kwaśnych młakach turzycowych i zatorfionych obniżeniach wśród wydm w zbiorowiskach z All. *Scheuchzerion palustris* (= *Rhynchosporion albae* auct.; Cl. *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae*), gdzie może pojawiać się często. Ponadto obecny na wilgotnym piasku na obrzeżach jezior oligotroficznych w zbiorowiskach Cl. *Litorelletea uniflorae*, na wilgotnych wrzosowiskach (Cl. *Calluno-Ulicetea*) i bliźniczyskach (Cl. *Nardetea strictae*). Na stanowisku w Bieszczadach występował licznie na powierzchni blisko trzech arów na silnie uwilgoconym, lokalnie wypłaszczonym zboczu, na nagiej glebie w luźnej murawie z *Nardus stricta* (Kucharski & Kurzac, 1996). Bardzo rzadki na torfowiskach wysokich (Cl. *Oxycocco-Sphagnetea*).



Ryc. 2.7. Mapa rozmieszczenia *Lycopodiella inundata* (L.) Holub na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)

Zasięg geograficzny: ulega zmianom w wyniku weryfikacji oznaczeń i wydzielania kolejnych taksonów. Gatunek holarktyczny; zwarty zasięg obejmuje wsch. wybrzeże Ameryki Pn. oraz znaczną część zach. i środkowej Europy. Sporadycznie notowany w Azji. W Ameryce Pn. liczne stanowiska we wsch. części (od Labradoru i New Jersey do Krainy Wielkich Jezior), rzadziej na zach. wybrzeżu, od Alaski po Kalifornię (POWO, 2023; Wagner & Beitel, 1993). W Europie nie występuje w obszarze śródziemnomorskim, na Nizinie Węgierskiej i na dalekiej pn. Na pd. sięga po Pireneje i Rodopy, na pn. oderwane stanowiska sięgają w okolice koła podbiegunowego, do szerokości 69° N. We wsch. części kontynentu ma oderwane, rozproszone stanowiska w Karpatach Ukraińskich (pasmo Vyhorlat – Hutyń, w Gorganach, Górach Czywczyńskich i na Przedkarpaciu w obwodzie Iwano-Frankowskim; Felbaba-Klushina & Votkalchuk, 2015). Dalsze, nieliczne stanowiska sięgają po Kaukaz. W europejskiej części Rosji aż do tundry, na Syberii Zach. do koła podbiegunowego, na Syberii Wsch. obecnie nie występuje (w Tajmyrze i Jakucji tylko zarodniki w osadach kopalnych; Kucherov *et al.*, 2009; Chhobadze & Filippov, 2013), w środkowej Syberii bardzo rzadki (Malyshev & Peshkova, 1979). Obecny w Chinach (prowincja Fujian; Zhang & Iwatsuki, 2013), w Japonii, na Azorach (Hultén & Fries, 1986; Ryc. 2.7). Zasięg pionowy: w Ameryce Pn. od poziomu morza po 2000 m n.p.m. (Hultén & Fries, 1986; Korzeniak & Onete, 2016). W Europie najwyżej położone stanowiska znajdują się w Alpach na wysokości ok. 1500–1550 m n.p.m. (Čeřovský & Vágenknecht, 1999).

Rozmieszczenie w Polsce: głównie na niżu, na rozproszonych stanowiskach, częściej w pasie Pojezierzy, na Nizinie Śląskiej, Śląsko-Łużyckiej i Mazowieckiej, Południowopodlaskiej i na Polesiu, a także na wyżynach. Rzadziej notowany na pobrzeżu Bałtyku i w niższych położeniach górskich. W Polsce środkowej podawano 40 stanowisk (Kucharski & Kurzac, 1996), m.in. w rezerwatach Jarząbek i Niepust (Kampinoski PN), Glinna-Ługi k. Warty, uroczysko Kuźnica Wielgie k. Szynkielowa, torfowisko Biały Ług k. Woli Grzymalinej, Wielopole k. Bełchatowa, Rozprza k. Piotrkowa Trybunalskiego, torfowisko obok miejscowości Dziwle k. Tuszyna (obserwacja W. Szypuła, 2022), uroczysko Kluski k. Słowikowa, torfowisko Zaostów k. Oleszna. W Krakowie był notowany na torfowisku wysokim (Pasternik; okazy z 1941 r. w zielniku A. i J. Kornasiów). W górach nieliczne stanowiska, z czego większość jest już historyczna. W Sudetach b. rzadko. Notowany na dwóch stanowiskach w okolicach Suszek (Pogórze Kaczawskie) w dawnych wyrobiskach kaolinu, lecz stanowiska uznane za zagrożone wznowieniem wydobycia (Kwiatkowski, 2006a). Poza tym pojedyncze, historyczne stanowiska na Przedgórzu (Siemisławice k. Przeworna), pn. krańcu Gór Stołowych (Różana i Łączna



Ryc. 2.8. Mapa rozmieszczenia *Lycopodiella inundata* (L.) Holub w Polsce (Zając & Zając, 2001, uzupełnione i zaktualizowane)

k. Mieroszowa), w Karkonoszach nad Wielkim Stawem (Schube, 1903). Nie istnieją też stanowiska podawane dawniej z Tatr: przy Toporowym Stawie Wyżnim (1130 m n.p.m.; Pawłowski, 1956 za Kotulą, 1889–1890); nad Toporowym Stawem Niżnym stanowisko raz zauważone przez H. Piękoś-Mirkową, mimo poszukiwań w kolejnych latach już nieodnalezione (informacja ustna Z. Mirek). Stanowisko na Polanie Molkówka 950 m n.p.m. (okazy KRAM, *lg*. F. Lilienfeldówna, T. Wilczyński, 1912 r.) zostało zniszczone na początku lat 60. XX w. wskutek przekopania torfowiska (obserwacja A. Pacyna). Liczne stanowiska znajdowały się na torfowiskach w Kotlinie Orawsko-Nowotarskiej (Korzeniak, 2008). Ich zanik potwierdziła Koczur (Koczur, 2004). Korzeniak i Onete (2016) podają inne, nieistniejące już stanowiska: Poręba Wielka (Gorce), Babia Góra (Herbarium KRAM, Zapałowicz, 1878 r.). W ostatnich dekadach w Karpatach Polskich odnotowany tylko na dwóch stanowiskach, obu opisywanych jako krytycznie zagrożone: w Bieszczadach (odnalezione w 2004 r.), w dolinie Wołosatki, niedaleko wsi Wołosate, przy potoku Szczawinka (Korzeniak & Kalemba, 2005) oraz niewielka populacja na torfowisku Puścizna Wielka (Kotlina Orawsko-Nowotarska; Koczur, 2014). W Polsce po 2001 r. opublikowano ponad 20 nowych stanowisk gatunku (Jarzombkowski *et al.*, 2015; Koczur, 2014; Korzeniak & Kalemba, 2005; Pawlikowski *et al.*, 2009; Podgórska, 2007; Sobisz & Antkowiak, 2007; Spałek, 2007, 2017; Zduńczyk & Piechnik, 2019; Ryc. 2.8). Zasięg pionowy: głównie występuje na niżu; bardzo rzadko w górach, przeważnie w niższych położeniach (wyłącznie regle).

Substancje zapasowe i metabolity wtórne: w zielu występuje około 0,4–0,5% alkaloidów, spośród których najwięcej należy do grupy likopodyny (Ma & Gang, 2004). Unikatowe dla gatunku są inundatyna (5-ketono,2-*β*-hydroksylikopekuryna) i izoinundatyna. Oprócz nich stwierdzono: anhydrolikodolinę, klawoloninę (8*β*-hydroksylikodolina), dehydrolikopekurynę (5-keto-likopekuryna), likopodynę i likodynę. Z grupy fawcettyminy zidentyfikowano likofleksynę, a z grupy pozostałych, innych strukturalnie alkaloidów – anhydrolikocernuinę i likocernuinę (Ma & Gang, 2004), niepotwierdzone dotychczas w innych gatunkach widłaków występujących w Polsce. Stwierdzono także obecność trzech flawonów: chrysoeriolu, luteoliny i apigeniny.

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: gatunek rzadki i zagrożony w skali kraju, w 1981 r. uznany za rzadki, w 1986 r. nie został włączony do listy gatunków zagrożonych, w 1992 r. i 2006 r. uzyskał kat. V, od 2016 r. EN (Tabela 5). Ujęty we wszystkich regionalnych listach gatunków zagrożonych, wszędzie z wysokimi kategoriami zagrożenia (Tabela 6). Gatunek nie był niszczony bezpośrednio, głównym czynnikiem zagrażającym jest zanik sprzyjających siedlisk, spowodowany ich fizycznym niszczeniem (m.in. eksploatacją torfu), a także obniżaniem poziomu wód (osuszanie, zmiany klimatyczne) oraz postępującą eutrofizacją, które ułatwiają sukcesję roślinności, zarówno zagęszczanie runi, jak i zarastanie stanowiska przez krzewy i drzewa. Jego siedliska są jednymi z najbardziej zagrożonych z powodu zagospodarowywania i odwadniania (Kucharski & Kurzac, 1996). *Ze* względu na wysokie wymagania świetlne i wilgotnościowe, przywiązanie do siedlisk otwartych i słabą zdolność do konkurencji jest b. wrażliwy na zmiany siedliskowe. W Europie zmniejsza się liczebność gatunku, lecz nie został jeszcze zaklasyfikowany jako zagrożony.

Ochrona prawna: w Polsce objęty ścisłą ochroną od 1946 r., do nowelizacji w 1995 r. dopuszczony był zbiór kłosów (jak u wszystkich widłaków), a od 2014 r. gatunek ma priorytet ochrony przed zabiegami z zakresu gospodarki rolnej, leśnej i rybackiej (Tabela 7). Jego siedliska są

chronione m.in. w Słowińskim PN (tu szczególnie specyficzne wilgotne obniżenia międzywydmowe), Kampinoskim PN i PN Borów Tucholskich. Siedliska, w których występuje, są chronione w systemie Natura 2000 jako 7150 – obniżenia na podłożu torfowym z roślinnością ze związku *Rhynchosporion*, 2190 – wilgotne zagłębienia międzywydmowe, 3130 – brzegi lub osuszane dna zbiorników wodnych ze zbiorowiskami z Cl. *Litorelletea uniflorae*, Cl. *Isoëto-Nanojuncetea*, 7110 – torfowiska wysokie z roślinnością torfotwórczą, 7120 – torfowiska wysokie zdegradowane, zdolne do regeneracji, 7140 – torfowiska przejściowe i trzęsawiska, rzadko w 4010 – wilgotne wrzosowiska z wrzoścem bagiennym, 6230 – górskie i niżowe murawy bliźniczkowe.

Podrodzina: Lycopodioideae W. H. Wagner & J. M. Beitel ex B. Øllg. **– Widłakowe**

Lycopodioideae W. H. Wagner & J. M. Beitel ex B. Øllg., Nordic. J. Bot. 33(2): 195 (2015)

Według PPG I (2016) podrodzina obejmuje dziewięć rodzajów (*Austrolycopodium* Holub, *Dendrolycopodium* A. Haines, *Diphasiastrum* Holub, *Diphasium* C. Presl ex Rothm., *Lycopodiastrum* Holub, *Lycopodium* L., *Pseudolycopodium* Holub, *Pseudodiphasium* Holub, *Spinulum* A. Haines) i 58 gatunków.

Pędy na całej długości rozgałęzione anizodichotomicznie (pseudomonopodialnie), zróżnicowane na pozornie główne wydłużone pędy nadziemne lub podziemne, o niezdeterminowanym wzroście, płożące lub wspinające się, regularnie zakorzeniające się oraz na krótsze pędy pozornie boczne, zwykle o ograniczonym wzroście. Sporofile silnie zmodyfikowane, nietrwałe, różniące się od trofofili, jajowate do szerokojajowatych lub sercowatych, zwykle skupione w gęste, szczytowe kłosy. Kłosy zarodnionośne pionowo wzniesione lub zwisające, siedzące lub na szypule, na pędach ortotropowych. Zarodnie tworzą się na powierzchni doosiowej w części nasadowej sporofili, na krótkich trzoneczkach; ściany antyklinalne komórek epidermy zarodni pofalowane, całe zdrewniałe. Zarodniki o urzeźbieniu siateczkowatym (*Lycopodium* s.str., *Dendrolycopodium, Diphasiastrum, Diphasium*, *Austrolycopodium*, *Pseudodiphasium, Spinulum*), pałeczkowatym (*Pseudolycopodium*) lub pomarszczonym (*Lycopodiastrum*). W Polsce obecni przedstawiciele rodzajów *Diphasiastrum, Spinulum* i *Lycopodium*.

Klucz do oznaczania rodzajów

1. Mikrofile na wzniesionych pędach płonnych łuskowate, drobne, ustawione w czterech rzędach, nakrzyżległe ....**3. *Diphasiastrum*** Holub – **Widlicz**
1.* Mikrofile na pędach wzniesionych gęste, skrętoległe lub okółkowe, wąskolancetowate .....**2.**
2. Mikrofile bez hialinowego włosa, kłosy zarodnionośne zawsze pojedyncze, bezszypułkowe, siedzące na szczycie pędu; pędy wzniesione nierozgałęzione lub 1–2× ....**4. *Spinulum*** A. Haines – **Kolcowidłak**
2.* Mikrofile z długim hialinowym włosem. Kłosy zwykle 2(1–5) na szypułach, rzadko pojedyncze, na bardzo krótkich szypułach, pozornie siedzące. Pędy wzniesione 2–6× rozgałęzione ....**5. *Lycopodium*** L. – **Widłak**

3. Rodzaj *Diphasiastrum* Holub **– Widlicz**

Diphasiastrum Holub, Preslia, Praha, 47(2): 104 (1975)
gatunek typowy: *Lycopodium complanatum* Linné, Sp. Pl. s.1104 (1753)

W zależności od ujęcia, rodzaj obejmuje ok. 20 gatunków (PPG I, 2016) lub 25–30 gatunków (Holub, 1975a), ma niemal kosmopolityczny zasięg, nieobecny jest jedynie na Antarktydzie, w Australii i Nowej Zelandii (Ivanenko, 2007). Rodzaj *Diphasiastrum* uznawany jest za stosunkowo młody, wyewoluował we wczesnym kenozoiku (Testo *et al.*, 2018). Gatunki mieszańcowego pochodzenia występują tylko w Palearktyce, gdzie kilka podstawowych

(wyjściowych) gatunków występuje sympatrycznie. W epoce plejstocenu zachodziły tu drastyczne przemiany klimatyczne (glacjały i interglacjały), w następstwie których wyjściowe gatunki zostały rozdzielone geograficznie lub ekologicznie i mogły wejść w kontakt dopiero po upływie znacznego czasu. Dotychczas nie stwierdzono występowania mieszańców w strefie tropikalnej i na półkuli pd.

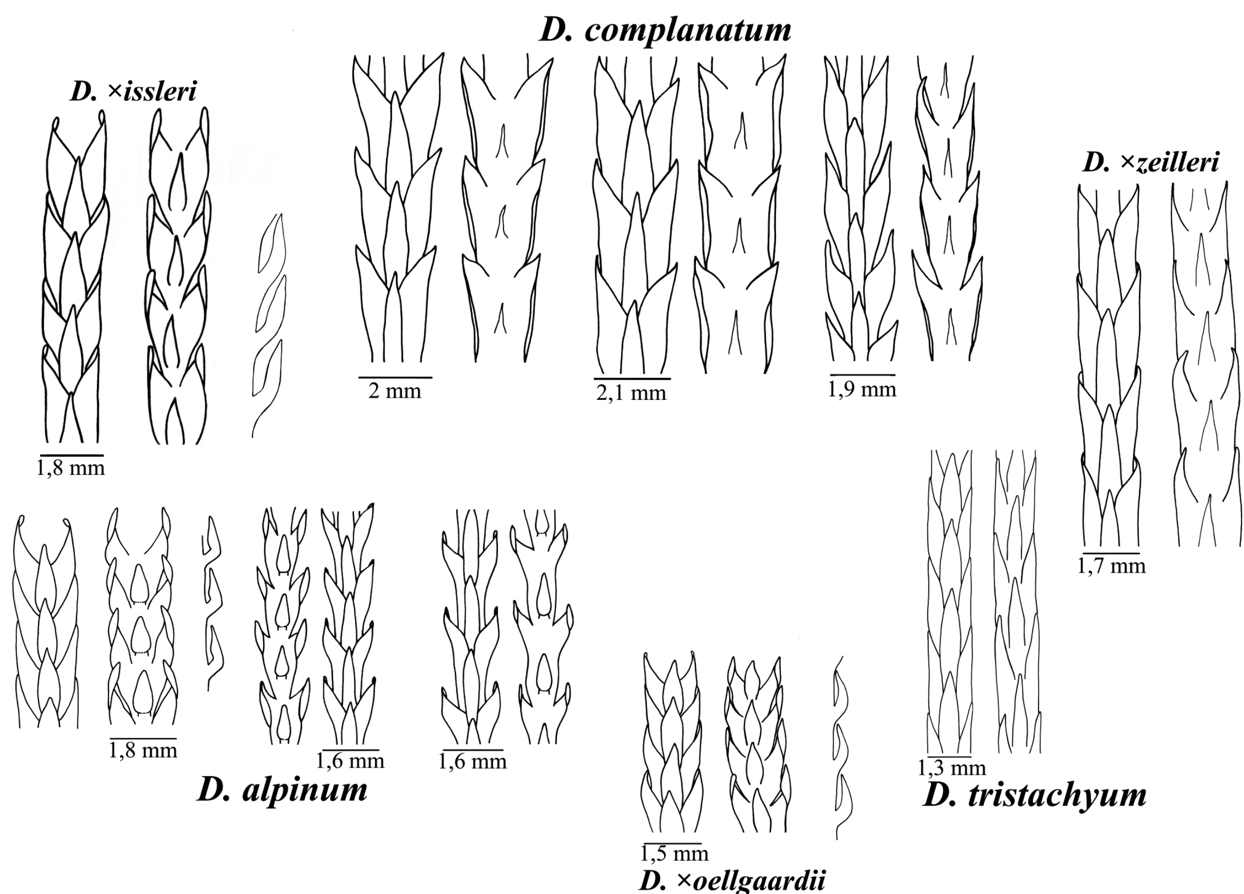
Sporofity tworzą mniejsze lub większe skupienia lub kępy, u niektórych gatunków drzewkowatego lub krzaczkowatego pokroju. Pędy są dwojakiego rodzaju: plagiotropowe, płożące się po powierzchni ziemi lub tworzące podziemne kłącze oraz pędy ortotropowe, kilkukrotnie dichotomicznie rozgałęzione. U większości gatunków charakterystyczne ułożenie mikrofili sprawia, że pędy płonne są ± spłaszczone, o symetrii grzbietobrzusznej, u niektórych gatunków pędy są na przekroju okrągłe. Mikrofile nakrzyżległe, ułożone w czterech rzędach wzdłuż pędu i określane jako boczne (2 rzędy mikrofili), grzbietowe (1 rząd) i brzuszne (1 rząd). Są zwykle słabo zróżnicowane morfologicznie (izofilia; np. *D. tristachyum*) lub o zróżnicowanej wielkości (anizofilia; np. *D. complanatum*), co jest uważane za cechę wtórną (Ivanenko & Tzvelev, 2004). Sporofity wykazują dużą zmienność morfologiczną warunkowaną siedliskowo, szczególnie różnią się formy pochodzące z miejsc zacienionych i nasłonecznionych (Horn, 1992; Rauschert, 1967). Kłosy zarodnionośne siedzące (bezszypułkowe), pojedyncze na krótkich szypułach lub na dichotomicznie rozgałęzionej szypule. Siedzące strobile są uważane za cechę pierwotną, a cechą wtórną jest ich wyniesienie na szypule dla lepszego rozprzestrzeniania zarodników (Ivanenko & Tzvelev, 2004). Sporofile są różne od trofofili, sercowatojajowate, zwężające się na szczycie lub z wyraźnym kończykiem. Zarodnie kulistonerkowate, otwierające się szczeliną na obrzeżu od górnej (doosiowej) strony. Zarodniki z wydatnym, siateczkowatym urzeźbieniem po stronie dystalnej, a wokół trójdzielnego szwu na stronie proksymalnej pozbawione rzeźby, z wyjątkiem partii obwodowej. Ściana zarodnika posiada skomplikowaną, trójwarstwową budowę, co wydłuża proces kiełkowania zarodnika. Zewnętrzne warstwy ściany we wczesnych stadiach ulegają kutynizacji, a ostatecznie w miarę rozwoju ulegają drewnieniu. Środkowa, najgrubsza warstwa egzynowa, wysycona sporopoleniną, chroni zarodniki przed wniknięciem bakterii i grzybów, a wewnętrzną stanowi warstwa celulozowa (intyna). Tak zbudowana ściana zarodnika jest odporna na działanie wody, wysokich temperatur oraz czynników chemicznych (Barrows, 1935; Rincón Baron, Rolleri, Alzate Guarin *et al.*, 2014; Zetzsche & Kälin, 1932). Gametofit u wszystkich gatunków notowanych w Polsce jest typu *complanatum*, mykoheterotroficzny, rozwijający się pod ziemią do głębokości 20 cm, bulwkowaty, o stożkowatym kształcie, pozbawiony chlorofilu, 8(12) mm dł., 4(5) mm szer.; młode przedrośla barwy białej, starsze żółtobrązowe. Na ogół gametofity są obupłciowe, ze skupieniami rodni i plemni na szczycie, choć czasem występują tylko plemnie (Bruchmann, 1898). Na przekroju przedrośle posiada cztery warstwy: na powierzchni warstwę wytwarzającą włośniki, pod nią warstwę korową utworzoną z kilku (do ośmiu) szeregów jajowatych komórek, zawierających strzępki grzybów mikoryzowych, głębiej warstwę palisadową, tworzoną przez rzędy komórek silnie wydłużonych w kierunku prostopadłym do bocznej powierzchni przedrośla i spełniających rolę magazynującą, czwartą warstwę stanowi parenchyma (rdzeń; Bruchmann, 1898). Rozwijający się gametofit może żyć samodzielnie jedynie do stadium kilku komórek, dalszy rozwój zależy od obecności grzybów mikoryzowych (Bruchmann, 1910). Kiełkowanie zarodników (*D. complanatum*) wymaga 2–3 lat, a rozwój gametofitu do osiągnięcia dojrzałości 10–15 lat (Eames, 1942). Częste są przypadki wyrastania dwóch lub trzech (Bruchmann, 1908), a sporadycznie nawet siedmiu sporofitów na jednym gametoficie (Eames, 1942). Podstawowa liczba chromosomowa: x = 23.

Historia wyodrębnienia rodzaju *Diphasiastrum* z grupy gatunków należących dawniej do rodzaju *Lycopodium* jest skomplikowana. Pierwszym, który wyodrębnił osobny rodzaj był Presl (1845), nazywając go *Stachygynandrum* i nie zważając na fakt, że nazwa ta wcześniej, w 1804 r., została użyta przez Palisot de Beauvois dla całkiem innego rodzaju (*Selaginella*). Rodzaj ustanowiony przez Presla obejmował *Lycopodium complanatum* L., *L. wightianum* Hook. et Grev., *L. thyoides* Willd. i *L. alpinum* L. i nie wykluczał możliwości przyłączenia do tego rodzaju dalszych gatunków. Podstawą diagnozy Presla było ustawienie mikrofili. Proponowana klasyfikacja nie została przyjęta, gdyż użyta nazwa rodzajowa była niepoprawna, wobec obecności homonimu opublikowanego wcześniej. Presl także odgraniczył *Stachygynandrum* od *Diphasium*, opisanego przez siebie w tej samej pracy jako nowy, monotypowy rodzaj, obejmujący dawne

Lycopodium jussiaei Desv. Później ta grupa gatunków była klasyfikowana w obrębie rodzaju *Lycopodium* jako sekcja *Complanata* (Victorin, 1925). Rothmaler (1944) dla grupy gatunków o grzbietobrzusznie spłaszczonych pędach ustanowił rodzaj *Diphasium,* a nazwę *Diphasiastrum* wprowadził Holub (1975a). Wydzielenie to nie jest przyjmowane przez wszystkich, POWO (2023) traktuje *Diphasiastrum* jako synonim *Lycopodium*.

Nazwa rodzaju pochodzi ze złożenia grec. słów *dis* = dwa razy, podwójnie oraz *phásis* = zjawisko, pojawienie się. Rejewski (1996) tłumaczy to różną morfologią pędów. Po wydzieleniu dla rodzaju proponowano dwie polskie nazwy: *widlicz* (nawiązujący do sposobu rozgałęziania się pędów) i *zeglej* (dawna nazwa gatunkowa *D. complanatum*); obecnie stosowana jest pierwsza nazwa.

W Europie Środkowej w obrębie rodzaju występuje sześć taksonów: trzy gatunki i trzy mieszańce (Ryc. 2.9). Wszystkie stwierdzone taksony są diploidami, ich odrębność i pochodzenie potwierdzono w badaniach genetycznych (Bennert *et al.*, 2011; Schnittler *et al.*, 2019; Stoor *et al.*, 1996). Mieszańce wykazują cechy pośrednie między rodzicami, lecz mogą być także morfologicznie zbliżone do jednego z nich (m.in. Ardelmann *et al.*, 1995; Horn, 1997; Rauschert, 1967). Szczegółowe badania prowadzone dla populacji niemieckich wszystkich sześciu taksonów, których tożsamość została potwierdzona genetycznie, wykazały, że wszystkie mieszańce powstały w wyniku dwukierunkowej hybrydyzacji, są niezależnie wytwarzanym pokoleniem F1, produkowane przez nie zarodniki są zniekształcone (m.in. w wyniku zaburzenia mejozy), w większości abortywne, kiełkowanie notowano sporadycznie; dyspersja hybryd zachodzi przez rozrost i fragmentację klonów (Schnittler *et al.*, 2019).



Ryc. 2.9. Porównanie pędów płonnych sześciu taksonów *Diphasiastrum* występujących w Europie, lewy rysunek z pary strona górna, prawy – dolna pędu. Dla niektórych taksonów przedstawiono mikrofile brzuszne, widok z boku. *D. complanatum* (L.) Holub po lewej pęd typowy, w środku z pełnego słońca, po lewej z głębokiego cienia, *D. alpinum* (L.) Holub – ten sam układ. Rys. Ewa Szczęśniak

Klucz do oznaczania taksonów

1. Kłosy zarodnionośne zawsze na długich szypułach ....**2.**
2. Płonne pędy szerokie ± (1,5)2,1–3(4) mm, spłaszczone. Strona brzuszna (odosiowa) pędu zupełnie płaska. Zbiegające części mikrofili brzusznych niezaznaczone (niewidoczne), ich wolne części bardzo delikatne, płaskie, trójkątne, w nasadzie nagle rozszerzone, przeważnie silnie przylegające do łodygi, krótkie, przeważnie krótsze od wolnych części mikrofili grzbietowych i od ½ dł. międzywęźla ......**3. *D. complanatum*** (L.) Holub – **W. spłaszczony**
2*. Płonne pędy węższe, do ± 1,7 mm, nie tak płaskie jak poprzednie, strona brzuszna (odosiowa) pędu ± wypukła. Zbiegające części mikrofili brzusznych widoczne, ich wolne części wypukłe, wydłużone, trójkątne, równomiernie rozszerzające się ku nasadzie, prawie równe lub dłuższe od wolnych części mikrofili grzbietowych i zwykle ≥ ½ dł. międzywęźla ....**3.**
3. Płonne pędy bardzo wąskie, do ± 1,4 mm. Strona grzbietowa (doosiowa) pędu silnie wypukła, strona brzuszna z silnie wypukłymi mikrofilami brzusznymi, przez co obie strony do siebie podobne. Nasada mikrofili brzusznych szeroka w stosunku do szerokości pędu. Mikrofile grzbietowe szerokie, przeważnie ≥ ½ szer. pędu
....**4**. ***D. tristachyum*** (Pursh) Holub – **W. cyprysowy**
3.* Takson pośredni pomiędzy dwoma poprzednimi. Płonne pędy szersze niż u *D. tristachyum*, do 1,7 mm i mniej wypukłe. Nasada mikrofili brzusznych wąska. Wolne części mikrofili grzbietowych węższe od ½ szer. międzywęźla ....**5**. ***D.*** ×***zeilleri*** (Rouy) Holub – **W. Zeillera**
1.* Kłosy zarodnionośne siedzące, rzadziej na krótkich szypułach do 2,5(5) cm ....**2.**
2. Kłosy zarodnionośne zawsze siedzące; płonne pędy przez układ mikrofili czworoboczne (brak spłaszczenia; uwaga! formy cieniowe mogą być spłaszczone); mikrofile brzuszne dobrze wykształcone, jajowate, z wydłużonym wierzchołkiem, ich część nasadowa zwężona, gruba, ± skośnie ustawiona do pędu, wyżej rozszerzająca się i wyraźnie zgięta niemal pod kątem 90° (kształt kielni). Wolna część mikrofila brzusznego najszersza w ok. ⅓ dł. od dołu
....**6**. ***D. alpinum*** (L.) Holub – **W. alpejski**
2*. Kłosy zarodnionośne siedzące lub na krótkich szypułach (do 2,5 cm). Płonne pędy spłaszczone lub czasami lekko okrągłe; mikrofile brzuszne równowąskolancetowate lub lancetowate, siedzące, przylegające lub łukowato odgięte od pędu ....**3.**
3. Płonne pędy spłaszczone, pośrednie między *D. alpinum* i *D. complanatum*; mikrofile brzuszne siedzące, przygięte i przylegające do pędu, lekko lancetowate, u nasady najszersze, krótsze niż międzywęźla; mikrofile boczne niezagięte lub nieznacznie zaginające się ku brzusznej stronie pędu ....**7**. ***D.*** ×***issleri*** (Rouy) Holub – **W. Isslera**
3.* Płonne pędy pośrednie między *D. alpinum* i *D. tristachyum*, przeważnie grzbietobrzusznie spłaszczone, jak u *D. tristachyum*, ale czasami mogą być lekko okrągłe. Mikrofile brzuszne siedzące, wydłużone, nieco przypominają mikrofile brzuszne *D. alpinum,* lecz bez wyraźnie zwężonej i zgiętej części nasadowej, ok. ⅓ szer. pędu i nieznacznie łukowato odgięte, ze szczytem zagiętym ku osi pędu, często ich szczyty sięgają do dolnej części następnego międzywęźla; mikrofile boczne zaginają się (podwijają) ku brzusznej stronie pędu
..........................**8**. ***D.*** ×***oellgaardii*** Stoor, Boudrie, Jérôme, Horn, Bennert – **W. Øllgaarda**

3. *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub – Widlicz spłaszczony

Diphasiastrum complanatum (L.) Holub, Preslia, 47: 108 (1975a)

Lektotyp: Herb. Celsius IV: 481 (UPS), Thulin & al. in Taxon 58: 975 (2009). **Bazonim:** *Lycopodium complanatum* Linné, Sp. Pl. 2: 1104 (1753). **Synonimy:** *Lepidotis complanata* (L.) P. Beauv., Prodr. aethéogam. 108 (1805); *Lycopodium comptonioides* Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6: 185 (1827); *Selaginella anceps* Wallr., Linnaea 14: 676 (1840); *Lycopodium anceps* Wallr., Linnaea 14: 676–677 (1840), nom. illeg.; *Stachygynandrum complanatum* (L.) C. Presl, Abh. (K.) Böhm. Ges. Wiss., Math.-Naturw. Cl. V, 3: 583 (1845); *Diphasium complanatum* (L.) Rothm., Feddes Repert. 54: 64 (1944); *Diphasium anceps* (Wallr.) Á. et D. Löve, Nucleus 1: 1 (1958), nom. illegit.; *Diphasium wallrothii* H. P. Fuchs, Acta Bot. Hungar. 9: 13 (1963); *Diphasium hastulatum* Sipliv., Novosti Sist. Vyssh. Rast. 10: 348, fig. 1 (1973); *Diphasiastrum wilceae* Ivanenko, Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad) 88(9): 130 (2003); *Lycopodium wilceae* (Ivanenko) X. C. Zhang,

Lycophytes Ferns China 57 (2012); *Diphasiastrum hastulatum* (Sipliv.) Stepanov, Botanika (Stepanov) 24 (2017).

W obrębie obecnego *Diphasiastrum* Linneusz opisał tylko dwa gatunki: *L. complanatum* i *L. alpinum*, jednakże okazy oznaczone przez niego jako *L. complanatum* w rzeczywistości należały do trzech gatunków: *L. complanatum* s. str., *L. tristachyum* Pursh i *L. flabelliforme* (Fern.) Blanch (Wilce, 1965). Wallroth (1840) dla *L. complanatum* s. str. ustanowił nową nazwę *L. anceps*, lecz nie została ona przyjęta, ponieważ epitet został użyty wcześniej dla innego taksonu (obecna *Selaginella anceps* (C. Presl) C. Presl).

Nazwa gatunkowa pochodzi od łac. *complano* = wyrównuję, spłaszczam, co oznacza płaski, spłaszczony, ścieśniony i nawiązuje do pokroju pędu (Rejewski, 1996). Obecna nazwa polska jest tłumaczeniem nazwy łacińskiej; dawna polska nazwa gatunku to widłak zeglej (Chmielińska, 1938).

Sporofit (Ryc. 2.10) o wys. (10)30–37(40) cm. Pędy płożące cylindryczne, pełzające płytko pod lub na powierzchni ziemi, do ok. 1 m dł. rzadko więcej, z rzadka skrętolegle ulistnione lancetowatymi mikrofilami. Pędy wzniesione (nadziemne) trawiastozielone do żółtawozielonych, pojawiają się w regularnych odstępach na pędzie płożącym tworząc moduły, które z czasem wielokrotnie regularnie rozgałęziają się dichotomicznie, dając szerokie, luźne wachlarzykowate struktury, 13–25(27) cm wys., na starszych pędach ułożone piętrowo; moduły tworzą pozornie odrębne kępy, w rzeczywistości będące rametami jednego pędu płożącego. Mikrofile dimorficzne. Trofofile o silnie zaznaczonej anizofilii; boczne proste lub zgięte (w pełnym nasłonecznieniu o podwiniętym brzegu), odstające od łodygi lub rzadziej przylegające, ich wolne części krótkie, nasada zbiegająca po pędzie; grzbietowe wydłużone, lancetowate, w środkowej części najszersze, szerokie jak boczne, o długiej, zbiegającej nasadzie; brzuszne słabo wyróżniające się, ich zbiegająca nasada niewidoczna, wolne części b. krótkie, płaskie, przylegające do łodygi, wąskotrójkątne, nagle rozszerzające się w nasadzie, znacznie krótsze od wolnych części mikrofili grzbietowych i bocznych, zajmują tylko $^1/_5$–$^1/_3$($^1/_2$) dł. odcinka między nasadami trofofili; odcinki między nasadami trofofili w pędach płonnych są wydłużone, (1,5)1,9–2,7 mm dł., szczególnie mocno w formach cieniowych. Sporofile krótkie i szerokie, okrągławe lub sercowate, 1,4–1,8 mm dł. × 1,5–1,9 mm szer., często niewiele przewyższają zarodnię, żółtozielone, z szerokim, jasnym, sfałdowanym, błoniastym obrzeżeniem. Kończyk sporofila wyraźnie zaznaczony, krótki. Kłosy zarodnionośne 1,7–3,0(3,7) cm dł., ustawione szczytowo na szypułach na pędach wzniesionych, szypuły 0,5–8,5 cm dł., rozwidlone jeden lub 2–3× na szypułki 0,5–4,5 cm dł. W obrębie jednego modułu 1–3 szypuły, rzadko więcej, a kłosów 2–8 (wyjątkowo więcej). Zarodniki w zarysie trójkątnokoliste, z trójdzielnym szwem na biegunie proksymalnym, o promieniu (12,0)–17,0–(19,0) µm, dojrzewają VII. Egzyna z siatkowatą skulpturą, oczka siatki w postaci nieregularnych wieloboków różnej wielkości, z wystającymi listewkami, wysokimi do 5 µm (Stachurska *et al.*, 1970). **Gametofit** typu *complanatum*.

Liczba chromosomów: 2n = 46 (Europa – Valentine, 1964; Skandynawia – Löve & Löve, 1961a); 2n = 46–48 (Kanada – Hersey & Britton, 1981); n = 22–24 (Kanada – Sorsa, 1963a; Finlandia – Kukkonen, 1967; Wagner, 1992).

Zmienność wewnątrzgatunkowa: takson o stosunkowo dużej zmienności, co wykazały badania biometryczne (Pacyna, 1972a). Dotyczy to zwłaszcza takich cech, jak szer. pędów, rozmiar i proporcje mikrofili w stosunku do szer. pędu. Biorąc pod uwagę zmienność morfologiczną *D. complanatum* w obrębie całego zasięgu, Ivanenko i Tzvelev (2004) wydzielili trzy słabo odróżniające się podgatunki: szeroko rozprzestrzeniony subsp. *complanatum*, subsp. *hastulatum* (Sipl.) Ivanenko et Tzvelev (europejska część Rosji) i subsp. *montelii* (Kukkonen) Kukkonen (europejska część Rosji, Norwegia, Alaska, Grenlandia, Kanada), lecz ich pozycja taksonomiczna wymaga dalszych badań, nie są powszechnie uznawane. Według Hasslera (2023) subsp. *hastulatum* jest synonimem subsp. *complanatum*. W Europie Środkowej i Polsce występuje tylko podgatunek typowy. Hassler (2023) w jego obrębie podaje ponadto 13 niższych jednostek (subsp., var., f.) synonimizowanych obecnie z podgatunkiem typowym.

Mieszańce: *D. complanatum* może krzyżować się z kilkoma gatunkami dając mieszańce o cechach wyraźnie pośrednich w stosunku do gatunków rodzicielskich, czasem z przewagą cech jednego z nich. W Europie Środkowej efektem hybrydyzacji z *D. tristachyum* (Pursh) Holub jest *D. ×zeilleri* (Rouy) Holub. Z *D. alpinum* (L.) Holub tworzy *D. ×issleri* (Rouy)



Ryc. 2.10. *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub: a – typowe szypuły z kłosami, b – pokrój, c – typowy pokrój pędów wegetatywnych i szypuł z kłosami, d – pędy płonne strona górna, e – pędy płonne strona dolna, f – zbliżenie strony brzusznej, g – pokrój pojedynczego modułu, h – pokrój pojedynczego modułu, okaz zielnikowy (Puszcza Bialska, *leg. et det*. Kazimierz Nowak, *rev*. W. Szypuła, WA 0000003455). Autorzy zdjęć: a, b, f, h – Wojciech Szypuła, c – Zygmunt Dajdok, d, e, g – Adam Szulc

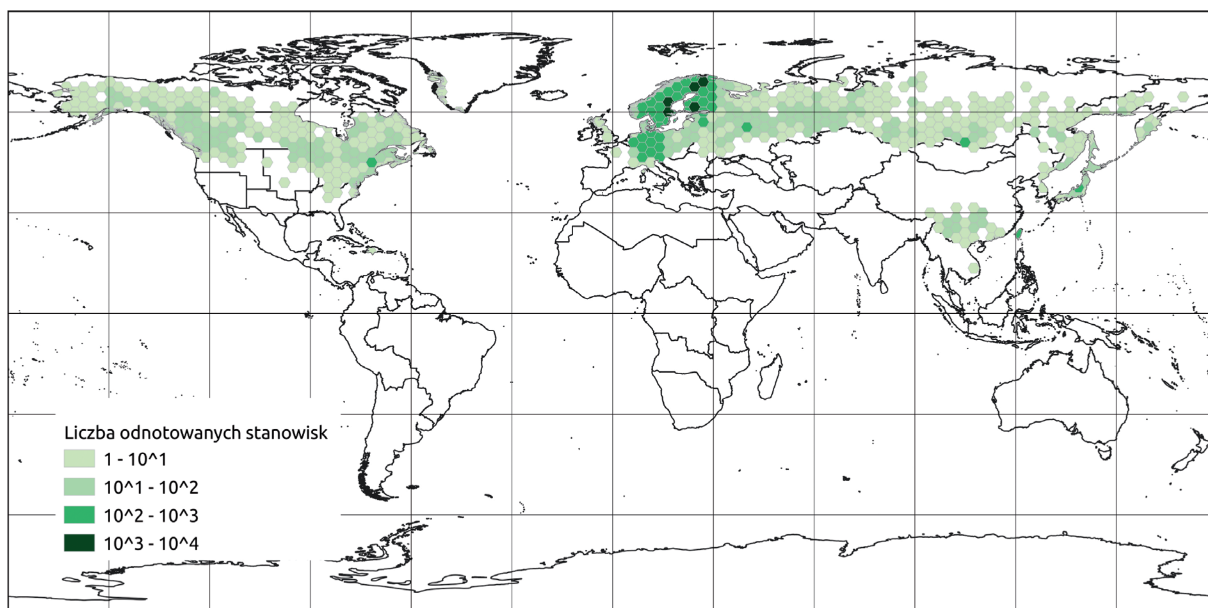
Holub, co potwierdziły badania molekularne (izozymy izomerazy glukozo-6-fosforanowej (GPI), cytometria przepływowa, sekwencje mikrosatelitarne, AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*); Bennert *et al.*, 2011; Stoor *et al.*, 1996).

Biologia i ekologia: gametofit podziemny, wieloletni, sporofit to długo żyjący chamefit. Preferuje siedliska świeże do okresowo suchych, półcieniste do częściowo nasłonecznionych, podłoża od organicznych po piaszczyste, oligotroficzne do mezotroficznych, kwaśne, unika wapnia. Liczby wskaźnikowe: L 3–4, T 3, H 2–3, R 2, Tr 2, S 0. Występuje w borach sosnowych, luźnych zaroślach, lukach w drzewostanie, wrzosowiskach, także na stokach narciarskich i poboczach dróg. Takson wrażliwy na pożary leśne ze względu na usytuowanie pędów płożących w leśnej ściółce lub w poduszkach mchów. Pędy płożące są często bardzo długie i silnie się rozgałęziają; rosną promieniście (odśrodkowo) średnio ok. 13–14 cm w ciągu roku (Kaufmann, 2018), równocześnie starsze części (wewnątrz rozrastającego się klonu) ulegają obumieraniu. W efekcie tworzą się tzw. czarcie kręgi o szer. 1–1,5 m, powiększające średnicę ok. 20–50 cm na rok (Spalding *et al.*, 1975).

Zbiorowiska roślinne: na niżu notowany najczęściej w borach sosnowych na glebach piaszczystych (All. *Dicrano-Pinion*, O. *Pinetalia sylvestris*, Cl. *Vaccinio-Piceetea*; Ryc. 2.11), na



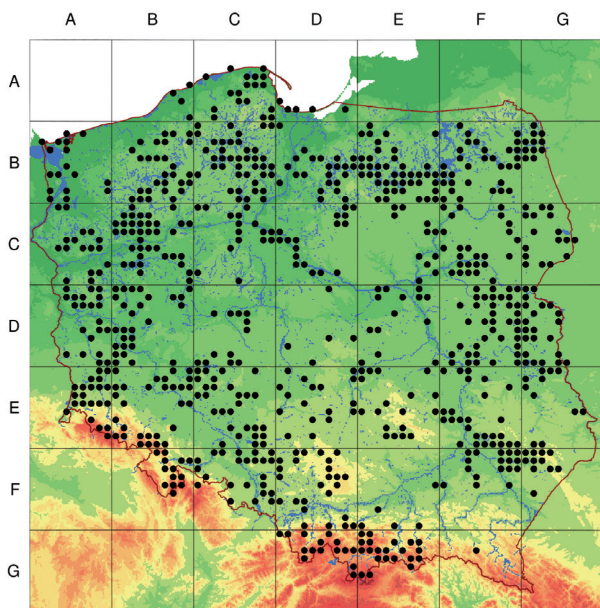
Ryc. 2.11. *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub na obrzeżu boru sosnowego, widoczne zasychające kłosy zarodnionośne po wysypaniu zarodników. Fot. Adam Szulc



Ryc. 2.12. Mapa rozmieszczenia *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)

terenach nadmorskich również w kwaśniej buczynie niżowej (All. *Luzulo-Fagion sylvaticae*, Cl. *Carpino-Fagetea sylvaticae*) oraz w zastępczych zbiorowiskach – młodnikach i drągowinach sosnowych. W górach występuje w kwaśnych borach, głównie świerczynach (O. *Piceetalia excelsae*, Cl. *Vaccinio-Piceetea*) i sporadycznie w Gorcach w wyjałowionych murawach *Hieracio* (*alpini*)-*Nardetum* Szafer *et al.* 1923 em. Balcerkiewicz 1984 (Cl. *Nardetea strictae*).

Zasięg geograficzny: zasięg ciągły cyrkumpolarny, borealny, występuje w strefie umiarkowanej do chłodnej. Notowany w Ameryce Pn., Europie i Azji. W Europie występuje w części pn. i środkowej – od koła podbiegunowego po pn. Włochy i góry Półwyspu Bałkańskiego, od Nadrenii aż po pn.-zach. Rosję (obszary Powołża); w Azji odnotowany w pd. Syberii na rozproszonych stanowiskach wzdłuż jeziora Bajkał oraz na pn., pn.-wsch. i pn.-zach. od niego, a także na kilku stanowiskach blisko pd. granicy rosyjskiej (Malyshev & Peshkova, 1979); w pn. Mongolii; w Chinach dość liczne stanowiska w strefie umiarkowanej i subtropikalnej (Zhang & Iwatsuki, 2013); w Korei, Japonii. W Ameryce Pn. od 40° N po koło podbiegunowe (Dostál, 1984b; Ivanenko & Tzvelev, 2004; Ryc. 2.12).



Ryc. 2.13. Mapa rozmieszczenia *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub w Polsce (Zając & Zając, 2001, uzupełnione i zaktualizowane)

Rozmieszczenie w Polsce: rozproszony w całej Polsce; w środkowej części kraju stanowiska mniej liczne, ok. 50 (Jakubowska-Gabara *et al.*, 2011). W Sudetach rzadko i na rozproszonych stanowiskach, większość z nich obecnie historyczna: Masyw Ślęży, Kotlina Kłodzka, Góry Sowie (Schube, 1903), Masyw Śnieżnika (Szeląg, 2000), Karkonosze pojedyncze stanowiska (najwyższe stanowisko skały Paciorki pod Czarnym Kotłem Jagniątkowskim na wys. 1100 m n.p.m. w reglu górnym; Fiek, 1881; Šourek, 1969; L. Przewoźnik, informacja ustna: stanowisko potwierdzone 2009–2010, obecnie najprawdopodobniej zanikło). W Karpatach rzadki (Pawłowski, 1956); Gorce (Turbacz; Kor-



Ryc. 2.14. Górecko Kościelne – kaplica przybrana girlandami z roślin zimozielonych, m.in. *Spinulum annotinum* i *Diphasiastrum complanatum*; zbliżenia na girlandy. Fot. Ewa Szczęśniak, 25.06.2009

naś, 1957; pod szczytem Piorunowca, 1040 m n.p.m.; Kozak, 2007), Tatry (Głodówka, 1068 m n.p.m.; stanowisko z Giewontu prawie na pewno błędne; Pawłowski, 1956), Beskid Żywiecki (Sucha Góra; Białecka, 1968, 1982), Beskid Niski (Rudawka Rymanowska, okazy w KRAM, *lg*. J. Baryła 1960), nienotowany w Bieszczadach (Zemanek & Winnicki, 1999; Ryc. 2.13). Zasięg pionowy: na niżu i w niższych położeniach górskich (regiel dolny, wyjątkowo górny); maksimum w Gorcach: Turbacz przy drodze na Kowaniec, 1240 m n.p.m. (Kornaś, 1957).

Substancje zapasowe i metabolity wtórne: w wyciągach wyizolowanych z *D. complanatum* stwierdzono obecność wolnych cukrów: sacharozy, fruktozy, glukozy i galaktozy (Łabędzka, 1980). Już w 1881 r. Bödeker wyodrębnił alkaloid, który nazwał likopodyną i podał jego wzór sumaryczny $C_{32}H_{54}O_3N_2$. Jak się później okazało, alkaloid ten nie był czystym związkiem chemicznym, lecz zespołem kilku zbliżonych strukturalnie alkaloidów (Muszyński, 1946a, 1948, 1955). Do dzisiaj potwierdzono w *D. complanatum*, obok typowej likopodyny, obecność dimerycznej komplanadyny A, flabellidyny (1,2,3-trihydro-N_α-Ac-likodyna), 11-hydrolikopodyny i likonadyny A (Ma & Gang, 2004). Unikatowym dla *D. complanatum* alkaloidem jest nietypowa likofleksyna, należąca do grupy flabelliforminy (Halldorsdottir *et al.*, 2015). Stwierdzono też niewielkie ilości nikotyny (Manske & Marion, 1942). Opócz alkaloidów z tkanek *D. complanatum* wyizolowano dwa związki triterpenowe: serratendiol i tohogenol (Inubushi *et al.*, 1964). Potwierdzono także występowanie β-sitosterolu (Łabędzka, 1980). W sporofitach *D. complanatum*, tak jak w innych widłakach, często występuje akumulacja związków glinu, powszechna jest również obecność krzemu (Hegnauer, 1962).

Zastosowania: ziele *D. complanatum*, tak jak pozostałe gatunki widłaków, używane było w medycynie i tradycji ludowej. U małych dzieci ziele stosowano w postaci opasek lub wianuszków, wkładano też do kołysek niemowląt. Zarodniki stosowano jako zasypki na rany. Do chwili obecnej w kościołach wsch. Polski bywa używany do zdobienia (Ryc. 2.14).

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: gatunek uznany za zagrożony i włączony do czerwonej listy roślin dopiero w 2016 r. w kat. VU. W skali Europy uznany za niezagrożony (Tabela 5). Ujęty na większości lokalnych czerwonych list w wysokich kat.: LC (Pśr), VU (PGd, NPp, Wp, WMp), EN (DSl, GSl, Kr), CR (OSl; Tabela 6), na niektórych obszarach całkowicie wymarły,

np. w Masywie Śnieżnika (Szeląg, 2000), na Pogórzu i w Górach Kaczawskich (Kwiatkowski, 2006a), w Karkonoszach obserwowany ostatni raz w 2010 r. (L. Przewoźnik, KPN, inf. ustna). Na niżu głównym zagrożeniem było nadmierne pozyskiwanie kłosów zarodnionośnych i całych roślin, a także wygrabianie ściółki i zbiór roślin do zdobienia kościołów i święconki na Wielkanoc. W ostatnich dziesięcioleciach jest nim gospodarka leśna, głównie duże powierzchnie zrębów i ich zaorywanie, a także zmiany klimatyczne (długie okresy suszy) oraz zachodząca eutrofizacja, szczególnie depozycja azotu z powietrza, powodująca przekształcanie borów sosnowych o ubogim składzie w inny typ zbiorowiska, z silniejszymi konkurencyjnie gatunkami.

Ochrona prawna: w Polsce chroniony od 1946 r., w latach 1983–1995 podlegał ochronie częściowej, w latach 1995–2014 ochronie ścisłej i od 2014 r. ponownie pod ochroną częściową. Do 1995 r. dopuszczony był zbiór kłosów (Tabela 7). Część siedlisk, w których występuje, jest objęta ochroną w systemie Natura 2000 jako 9110 – kwaśne buczyny, 9410 – górskie bory świerkowe, 6230 – górskie i niżowe murawy bliźniczkowe.

4. *Diphasiastrum tristachyum* (Pursh) Holub – Widlicz cyprysowy

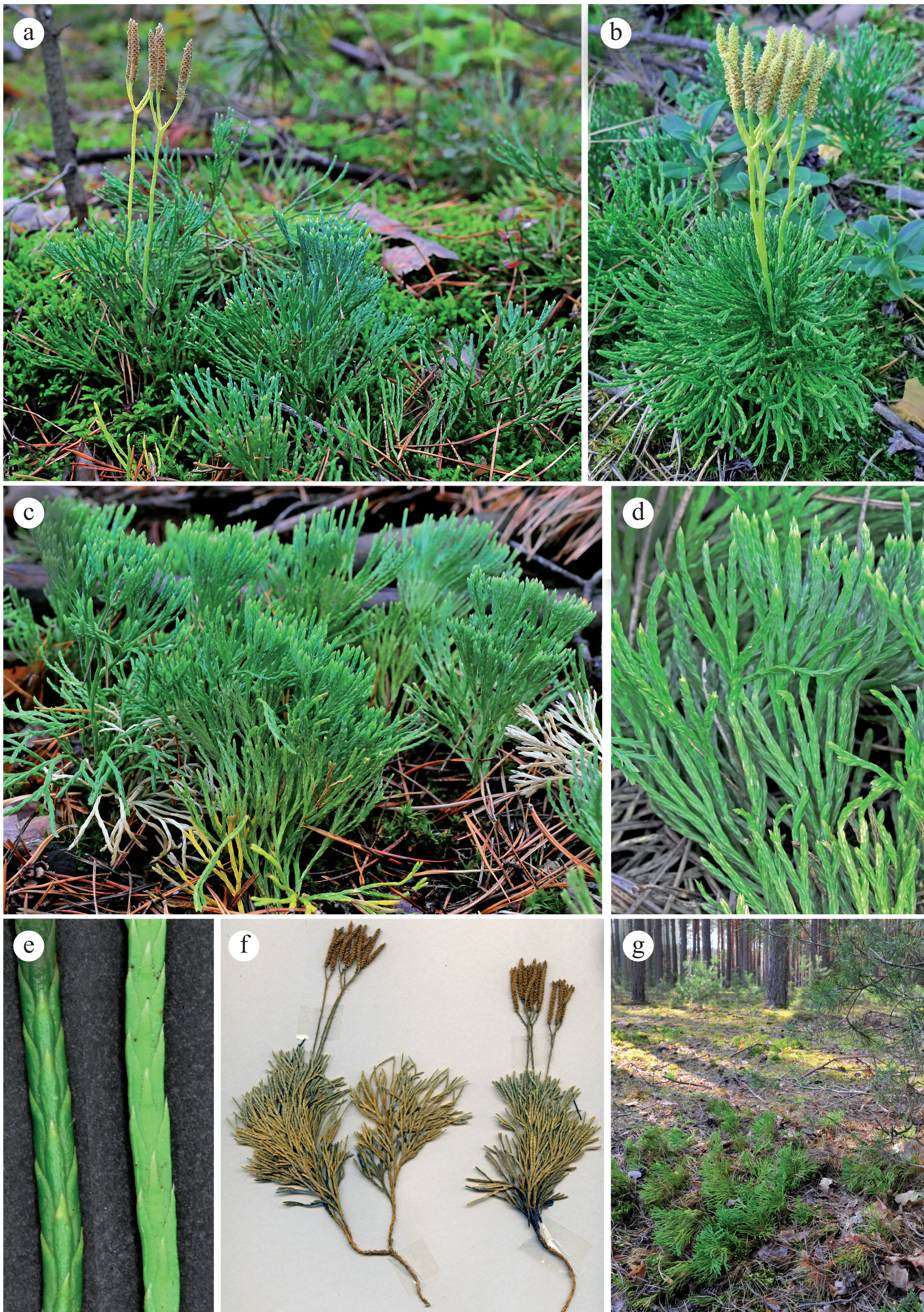
Diphasiastrum tristachyum (Pursh) Holub, Preslia 47: 108 (1975)

Bazonim: *Lycopodium tristachyum* Pursh, Fl. Amer. Sept. 2: 653 (1814). **Synonimy**: *Lycopodium chamaecyparissus* A. Braun ex Mutel, Fl. France 4: 192 (1837); *Lycopodium clavatum* var. *tristachyum* (Pursh) Hook., Fl. Bor.-Amer. 2: 267 (1840); *Lycopodium complanatum* var. *patentifolium* Spring, Nouv. Mém. Acad. Roy. Sci. Bruxelles 15: 102 (1842); *Lycopodium complanatum* ß *sabinaefolium* Rupr., Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 3: 30 (1845); *Lycopodium complanatum* L. var. *chamaecyparissus* (A. Braun ex Mutel) Döll., Fl. Baden 1: 80 (1855); *Lycopodium complanatum* subsp. *chamaecyparissus* (A. Braun ex Mutel) Milde, Nov. Actorum Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur. 26: 395 (1858); *Lycopodium complanatum* L. subsp. *chamaecyparissus* (A. Braun) Čelak., Prodr. Fl. Böhm. 1: 14 (1867); *Lycopodium complanatum* var. *chamaecyparissus* (A. Braun ex Mutel) D. C. Eaton, Manual (Gray), ed. 6. 697 (1890); *Lycopodium complanatum* var. *chamaecyparissus* (A. Braun ex Mutel) Rosenv., Meddel. Gronland 3: 737 (1891); *Lycopodium complanatum* race *chamaecyparissus* (A. Braun ex Mutel) Rouy (1913); *Diphasium tristachyum* (Pursh) Rothm., Feddes Rep. 54: 65 (1944) (>>*tristachyon*<<); *Lycopodium complanatum* L. subsp. *tristachyum* (Pursh) Dost., Kv. Čsr: 6 (1950); *Diphasium chamaecyparissus* (A. Braun) Á. et D. Löve, Bot. Notis. 114: 34 (1961); *Diphasiastrum complanatum* subsp. *chamaecyparissus* (A. Braun ex Mutel) Kukkonen, Hämet-Ahti & Kukkonen, 210 (1984).

Wśród okazów opisanych przez Linneusza (Linnéus, 1753) jako *Lycopodium complanatum* znalazły się również różniące się morfologicznie okazy, dla których Pursh (1814) utworzył nowy gatunek *L. tristachyum*, lecz przez długi czas był on klasyfikowany jako niższy takson w obrębie *L. complanatum.* Jako odrębny gatunek był lokowany w rodzaju *Diphasium*, a aktualnie włączany jest do rodzaju *Diphasiastrum* (patrz opis rodzaju). Nazwa gatunkowa pochodzi ze złożenia dwóch grec. słów: *treis* = trzy i *stáchys* = kłos. Nazwa polska nawiązuje do drugiego łac. epitetu gatunku *chamaecyparissus* = podobny do cyprysika *Chamaecyparis* i odnosi się do wyglądu pędów.

Sporofit (Ryc. 2.15) o pędach wyraźnie zróżnicowanych na grube, cylindryczne, bezzieleniowe kłącze, pełzające do 10 cm pod ziemią (pęd plagiotropowy) i regularnie od niego odchodzące nadziemne wznoszące się pędy pozornie boczne (ortotropowe), jasnozielone, na stronie brzusznej sine, tworzące b. zbite, wachlarzykowate i regularne systemy rozgałęzień (moduły). Pędy wzniesione rozwidlają się pod b. ostrym kątem, przez co osie siostrzane są prawie równoległe i zwykle równej wys., co sprawia, że cały moduł jest jakby ucięty na szczycie. Pędy wzniesione 7–15(25) cm dł., a z kłosami 13–20(30) cm wys., wąskie, 1,1–1,4 mm szer., silnie wypukłe po stronie grzbietowej i płaskie lub nieco wypukłe po stronie brzusznej, na przekroju tępotrójkątne, wyjątkowo płaskie (zwykle formy cieniowe), ale nigdy tak spłaszczone, jak u *D. complanatum*. Mikrofile dimorficzne, trofofile prawie izomorficzne, przez co strona grzbietowa i brzuszna są do siebie podobne. Trofofile grzbietowe o szer. ½ pędu lub więcej. Trofofile boczne zawsze przylegające do pędu, proste lub o szczytach zagiętych na stronę brzuszną, silnie wypukłe. Trofofile brzuszne podobnej wielkości jak grzbietowe, trójkątne, równomiernie rozszerzające się ku szerokiej, zbiegającej nasadzie, silnie wypukłe, ich wolne części równie długie, jak wolne części trofofili grzbietowych i bocznych. Sporofile drobne, 1,4–1,7 mm dł. i 1,2–1,5 mm szer., trójkątne, wąsko obłonione, wyjątkowo bez obłonienia, z dość długim kończykiem, wyraźnie

odgraniczonym od reszty sporofila. Kłosy zarodnionośne 1,5–3 cm dł., stojące na szczytowych odcinkach pędów ortotropowych, na 3–9 cm dł. szypułach, rozgałęzionych raz, rzadziej 2(3)× na krótsze szypułki 0,5–3,5 cm dł., stąd na każdej szypule 2 lub więcej kłosów. Na jednym module maksymalnie trzy szypuły. Zarodnie nerkowate, duże, zajmują prawie całą powierzchnię



Ryc. 2.15. *Diphasiastrum tristachyum* (Pursh.) Holub: a – pędy wzniesione płonne i płodne, b – dojrzały pęd ortotropowy z kłosami, c – darń ortotropowych pędów płonnych, d – płonne pędy ortotropowe, zbliżenie, e – mikrofile pędów ortotropowych, od strony grzbietowej (po lewej) i brzusznej (po prawej), f – system rozgałęzień pędu ortotropowego, okaz zielnikowy (Stąporków, świętokrzyskie, *lg*. W. Szypuła, okaz w WA), g – typowe siedlisko. Fot. Wojciech Szypuła

wewnętrzną sporofila, tylko jego kończyk wystaje ponad zarodnią. Zarodniki w zarysie trójkątnokoliste, (27,0)–31,0–(33,0) µm, ze szwem o promieniu (14,0)–15,5–(17,0) µm na biegunie proksymalnym; dojrzewają w VIII. Egzyna z siatkowatą skulpturą, oczka siatki w postaci nieregularnych wieloboków, ok. 5 µm śr., z wystającymi listewkami, wyraźnie widocznymi na powierzchni zarodników (Stachurska *et al.*, 1970). **Gametofit** typu *complanatum*.

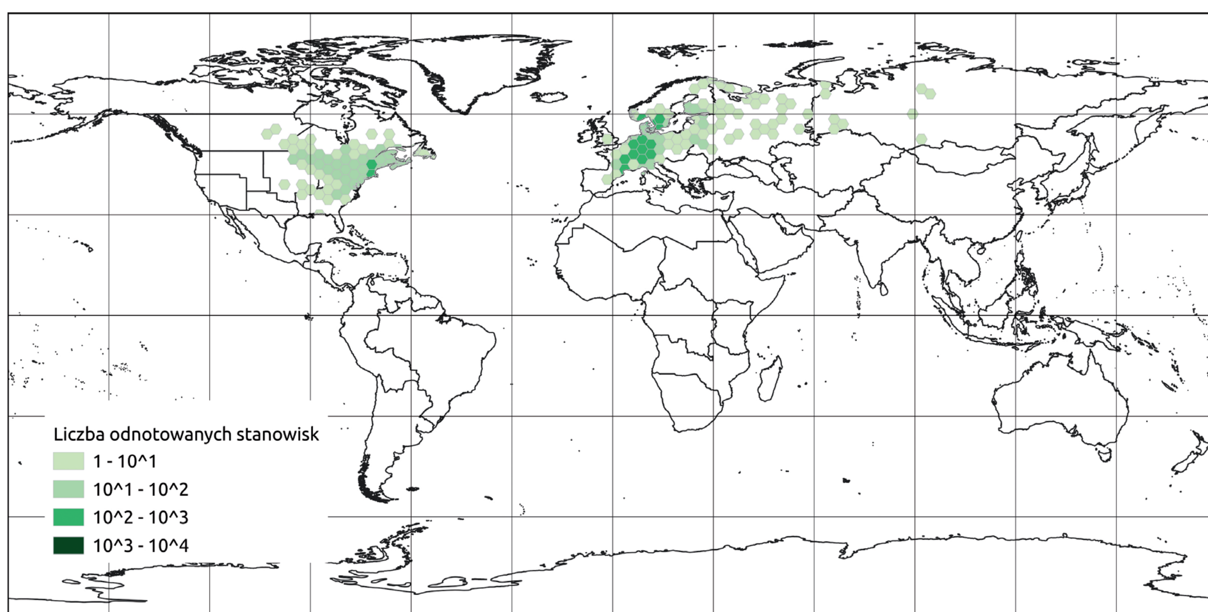
Liczba chromosomów: 2n = 46 (Dostál, 1984b; Hersey & Britton, 1981; Löve, 1976; Valentine, 1964) lub 2n = ok. 48 (Wagner, 1992); n = 23 (USA – Wagner, 1992; Wilce, 1965).

Zmienność wewnątrzgatunkowa: pokrój bardzo zmienny, nieraz spotyka się okazy wyższe, o pędach ułożonych znacznie luźniej i ogólnym wyglądzie podobnym do *D. complanatum*. Morfologia pędów pozostaje jednak typowa dla *D. tristachyum*. W obrębie gatunku nie wyróżnia się niższych taksonów. Ivanenko i Tzvelev (2004) uważają ten takson za najbardziej pierwotny w rodzaju *Diphasiastrum* ze względu na izofilię wszystkich trofofili.

Mieszańce: w Europie Środkowej odnotowano występowanie dwóch mieszańców: *D. complanatum* × *D. tristachyum* = *D.* ×*zeilleri* (Roy) Holub. i *D. alpinum* (L.) Holub × *D. tristachyum* = *D.* ×*oellgaardii* Stoor, Bourdie, Jérôme, Horn, Bennert. Mieszańce mają cechy pośrednie w stosunku do gatunków rodzicielskich, czasem z przewagą cech jednego z nich.

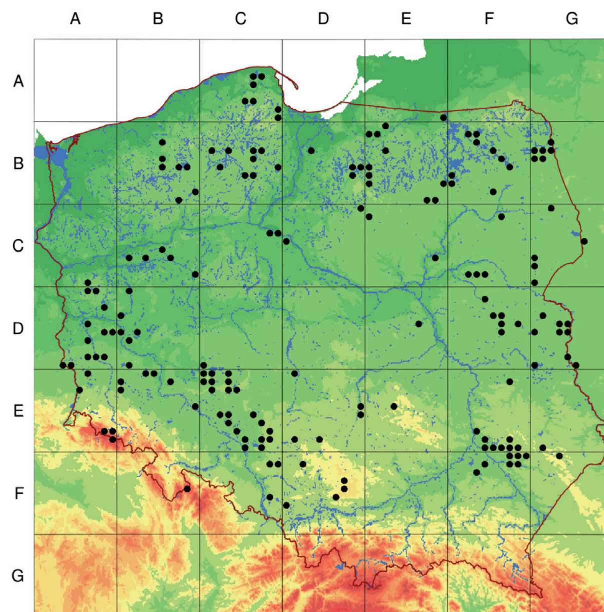
Biologia i ekologia: sporofit długo żyjący chamefit, zajmuje zwykle niewielkie powierzchnie, tworząc do kilkudziesięciu pędów naziemnych, ale zdarzają się też b. duże populacje (Rutkowski & Tlałka, 2014). Pędy płożące przyrastają ok. 7,5 cm rocznie (Kaufmann, 2018). Gatunek czasami tworzy też tzw. czarcie kręgi (por. opis *D. complanatum*). Gametofit długo żyjący, dojrzałość płciową osiąga po kilkunastu latach. Gatunek światłolubny, toleruje siedliska półcieniste, ciepłolubny, preferuje siedliska kwaśne (unika wapnia), oligotroficzne lub dystroficzne, gleby świeże lub okresowo wysychające, od organicznych do piaszczystych, także na podłożach kamienistych (najczęściej granit lub piaskowiec). Liczby wskaźnikowe: L 3–4, T 3–4, H 2–3, R 1–2, Tr 2, S 0. Rośnie w jasnych borach, głównie świeżych lub suchych borach sosnowych, na ich obrzeżach, w nasłonecznionych lukach w drzewostanie, na wrzosowiskach, bażynowiskach, poboczach dróg, nartostradach. Wśród taksonów *Diphasiastrum* najlepiej przeżywa pożary leśne, gdyż kłącze jest grube i pełza do 10 cm pod powierzchnią ziemi.

Zbiorowiska roślinne: bory sosnowe na piaskach, głównie śródlądowy bór suchy *Cladonio-Pinetum* Juraszek 1927 i subkonynentalny bór świeży *Peucedano-Pinetum* W. Matuszkiewicz 1962 (O. *Pinetalia sylvestris*, Cl. *Vaccinio-Piceetea*). Sporadycznie notowany w kwaśnej buczynie niżowej (All. *Luzulo-Fagion sylvaticae*, Cl. *Carpino-Fagetea sylvaticae*) i na wrzosowiskach (Cl. *Calluno-Ulicetea*).



Ryc. 2.16. Mapa rozmieszczenia *Diphasiastrum tristachyum* (Pursh.) Holub na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)

Zasięg geograficzny: występuje we wsch. części Ameryki Pn., na pn. sięga po pd.-wsch. Kanadę (Wagner & Beitel, 1993). W Europie głównie w części środkowej, unika wybrzeży Atlantyku; zach. granica zasięgu przebiega przez pd.-wsch. Francję, na pn. sięga do pd. części Fennoskandii, izolowane stanowisko znajduje się w Rosji na terskim brzegu półwyspu Kola (Ivanenko & Tzvelev, 2004). Pd. granica zasięgu biegnie przez pn. Włochy i pn. część Półwyspu Bałkańskiego. Izolowane stanowiska znajdują się w pn.-wsch. Turcji i Adżarii (Kaukaz; Ivanenko & Tzvelev, 2004; Naumenko, 2008). W Europie Wsch. występuje w krajach nadbałtyckich, na zach. Białorusi i Ukrainie oraz na zach. Zakaukaziu (Pacyna, 1972b; Rudak, 2012), w Rosji ma bardziej ograniczony zasięg niż *D. alpinum* i *D. complanatum* i występuje w pd. części strefy tajgi od pn.-zach. europejskiej części Rosji do pd.-zach. Syberii. Prawdopodobnie pierwotny zasięg na Syberii był szerszy, a później gatunek zniknął z obwodu nowosybirskiego i tomskiego. Podawany jest jeszcze z obwodu magadańskiego (Ivanenko & Tzvelev, 2004; Naumenko, 2008; Ryc. 2.16).



Ryc. 2.17. Mapa rozmieszczenia *Diphasiastrum tristachyum* (Pursh.) Holub w Polsce (Zając & Zając, 2001, uzupełnione i zaktualizowane)

Rozmieszczenie w Polsce: występuje na pn. kraju (pas Pomorzy bez Pomorza Zach.), na wsch. po Kotlinę Sandomierską, na pd. poza Karpatami i w części zach. i pd.-zach., nieliczne stanowiska w Polsce środkowej. W granicach województwa łódzkiego zanotowano obecnie dwa stanowiska w lasach na terenie leśnictwa Grzegorzówka, w gminie Ręczno. Stanowiska te są stosunkowo duże i stabilne; obejmują powierzchnię odpowiednio ok. 100 i 70 m^2 (dane z 2010 r.; Rudak, 2012; potwierdzone W. Szypuła, 2022 r.). Dawniej podawane stanowiska (Drymmer, 1891; Mowszowicz, 1978; Zając & Zając, 2001) nie zostały potwierdzone (Rudak, 2012). Nowe stanowiska na pd. skraju Wyżyny Częstochowskiej, między Kolbarkiem a Chrząstowicami, podał Tlałka (2019). Dawniej podawany również z Masywu Śnieżnika, obecnie wymarły (Szeląg, 2000). W Karkonoszach notowany na Hali Szrenickiej (1168 m n.p.m.) i Polanie Złotówka (1260 m n.p.m.; Fiek, 1881; Šourek, 1969), niepotwierdzony po 2017 r. (informacja ustna B. Wojtuń, 08.2022, prawdopodobnie wymarły; Ryc. 2.17). Zasięg pionowy: gatunek wybitnie niżowy, chociaż podawane dawniej stanowiska z Karkonoszy znajdowały się ponad 1000 m n.p.m., na granicy regla dolnego i górnego.

Substancje zapasowe i metabolity wtórne: występują alkaloidy, spośród których potwierdzono ok. 0,17% likopodyny oraz acetylodihydrolikopodynę (oba z grupy likopodyny; Ma & Gang, 2004). Stwierdzono też obecność likodyny (grupa likodyny). Spośród alkaloidów niepotwierdzonych dotychczas u innych gatunków widłaków zidentyfikowano anhydrodihydrolikopodynę (l. c.).

Zastosowania: z uwagi na trudności w identyfikacji taksonów rodzaju *Diphasiastrum* przez zielarzy i botaników znaczenie i zastosowanie zapewne takie jak *D. complanatum.*

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: do czerwonej listy Polski włączony w 1981 r. jako rzadki, ponownie włączony w 2006 r. (V), aktualnie EN (Tabela 5). Uznany za zagrożony we wszystkich czerwonych listach regionów, w których występował, zwykle w wysokich kat. zagrożenia (Tabela 6). Zagrożenie spowodowane jest zmianami siedliska, m.in. zarastaniem wrzosowisk (Rutkowski & Tlałka, 2014), przekształceniami i zmianami składu gatunkowego fitocenoz leśnych i zrębów (Piękoś-Mirkowa & Mirek, 2003) oraz gospodarką leśną (przeorywanie runa), utwardzaniem dróg leśnych i zarastaniem przydroży, a także zmianami klimatycznymi. Gatunek niszczony także bezpośrednio, m.in. do strojenia kościołów i kaplic na Wielkanoc.

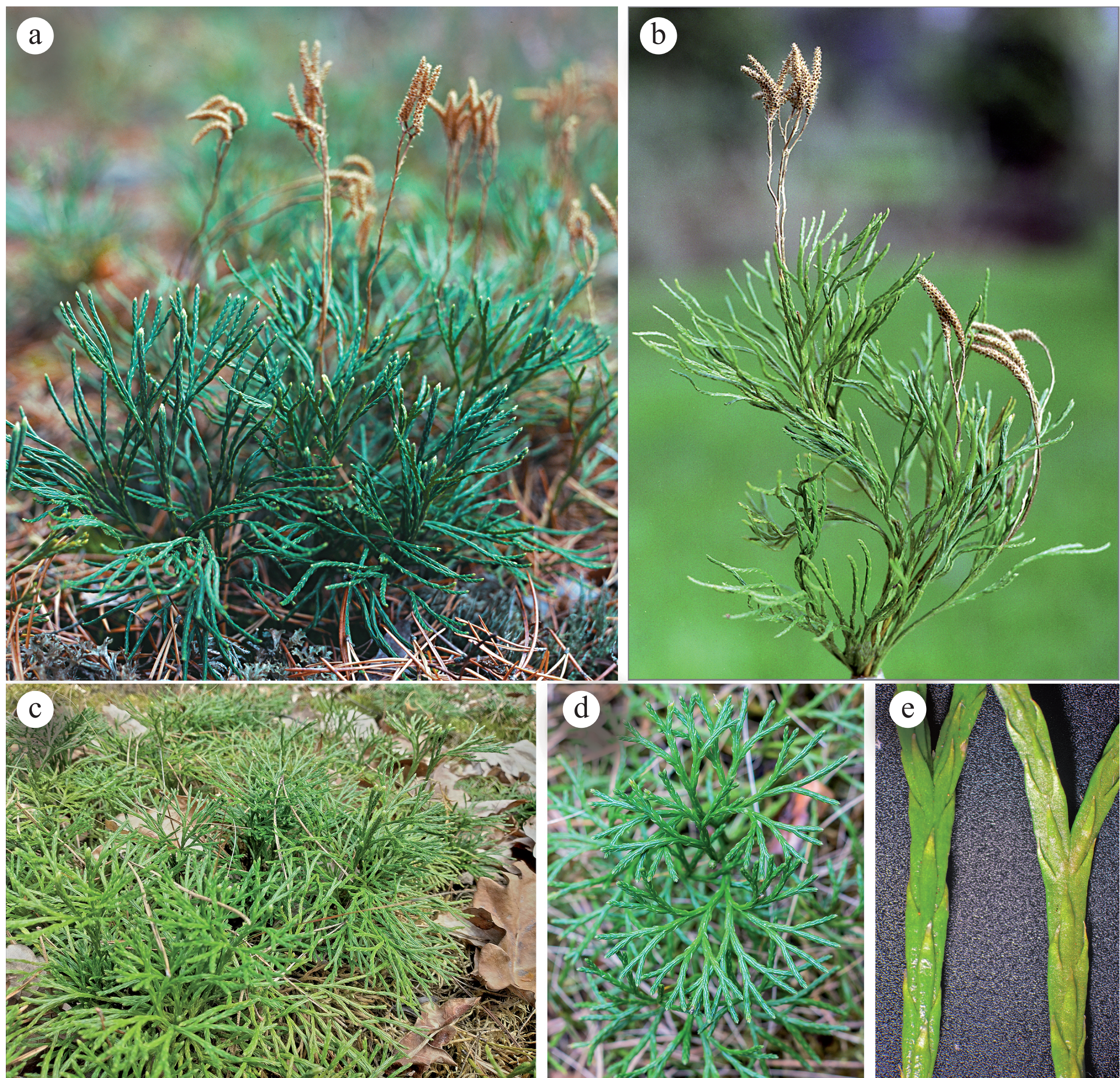
Ochrona prawna: w Polsce chroniony od 1946 r., w latach 1983–1995 podlegał ochronie częściowej, od 1995 r. pod ochroną ścisłą. Do 1995 r. dopuszczony był zbiór kłosów (Tabela 7).

Część siedlisk, w których występuje, jest chroniona w systemie Natura 2000 jako 9110 – kwaśne buczyny, 91T0 — sosnowy bór chrobotkowy, 4030 – suche wrzosowiska.

5. *Diphasiastrum* ×*zeilleri* (Rouy) Holub – Widlicz Zeillera

Diphasiastrum zeilleri (Rouy) Holub, Preslia 47: 108 (1975)

Bazonim: *Lycopodium complanatum* L. race *L. zeilleri* Rouy, Fl. France 14: 491 (1913). **Synonimy:** *Lycopodium complanatum* L. var. *intermedium* A. Braun in Mutel, Fl. France 4: 192 (1837); *Lycopodium complanatum* (subsp.) ß *sabinaefolium* (var.) b. *majus* Sanio, Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenb. 23: 19 (1881); *Lycopodium complanatum* f. *polystachyum* H. Lindb., Sched. Pl. Finland. Exs. 1–8 (15): 5 (1906); *Lycopodium complanatum* L. subsp. *chamaecyparissus* (A. Braun) f. *subanceps* Junge, Mitt. Bot. Staatsinst. Hamburg 1909: 211 (1910); *Lycopodium complanatum* var. *zeilleri* (Rouy) Rouy, 492 (1913); *Lycopodium complanatum* var. *elongatum* Vict., Contr. Lab. Bot. Univ. Montréal 3: 72 (1925); *Lycopodium tristachyum* var. *boreale* Vict., Contr. Lab. Bot. Univ. Montréal 21: 3, fig. 1 (1932); *Lycopodium complanatum* var. *gartonis* B. Boivin, Naturaliste Canad. 87: 38 (1960); *Diphasium* ×*zeilleri* (Rouy) Damboldt, Ber. Bayer. Bot. Ges. 36: 26 (1963); *Diphasium complanatum* (L.) Rothm. subsp. *zeilleri* (Rouy) Pacyna, Fragm. Flor. Geobot. 18(3-4): 291 (1972a); *Lycopodium* ×*zeilleri* (Rouy) Greuter & Burdet, Willdenowia 10: 229 (1980); *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub subsp.



Ryc. 2.18. *Diphasiastrum* ×*zeilleri* (Rouy) Holub: a – pokrój rośliny, widoczne zasychające kłosy i ich szypuły po wysypaniu zarodników, b – pokrój pędu ortotropowego (pojedynczego modułu) z kłosami zarodnionośnymi, c, d – ortotropowe pędy płonne, e – mikrofile pędu płonnego od strony grzbietowej (po lewej) i brzusznej (po prawej). Autorzy zdjęć: a, b, e – Wojciech Szypuła, c, d – Adam Szulc



Ryc. 2.19. *Diphasiastrum* ×*zeilleri* (Rouy) Holub, okazy zielnikowe: a – widoczny pęd plagiotropowy i pędy ortotropowe, Stąporków, świętokrzyskie, *lg*. W. Szypuła, okazy w WA; b – system rozgałęzień pędu ortotropowego, Puszcza Białowieska, 28.05.1927, *leg. et det*. E. Śliwińska, *rev*. A. Pacyna, WA 0000003490. Fot. Wojciech Szypuła

zeilleri (Rouy) Kukkonen, Ann. Bot. Fennici 23: 265, (1986); *Lycopodium complanatum* nothosubsp. *zeilleri* (Rouy) Karlsson, Svensk Bot. Tidskr. 91(5): 249 (1998); *Diphasiastrum zeilleri* var. *polystachyum* (H. Lindb.) Ivanenko, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 47: 13 (2016); *Diphasiastrum zeilleri* var. *ramistachyum* Ivanenko, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 47: 15 (2016).

Już w połowie XIX w. zwrócono uwagę na formy pośrednie między *D. complanatum* i *D. tristachyum* (Ascherson & Graebner, 1896–1898; Issler, 1910; Luerssen, 1889; Milde, 1858). Niektórzy badacze uważali to za stopniowe przejście między obydwoma gatunkami i nie wyróżniali osobnej, pośredniej jednostki. Przejściowe formy były zaliczane do *Lycopodium complanatum* bądź do *L. tristachyum* często w randze odmiany lub podgatunku. Sanio (1881) pierwszy wyróżnił *L. complanatum* ß *sabinaefolium* b. *majus,* a następnie Junge (1910) jako *L. complanatum* subsp. *chamaecyparissus* f. *subanceps.* Rouy (1913) utworzył w obrębie *L. complanatum* rasę *zeilleri.* Lindquist (1929) wyróżnił tę jednostkę jako *L. complanatum* var. *intermedium* i jako pierwszy zasugerował, że jest to mieszaniec *L. complanatum* i *L. tristachyum.* Domin (1937a), Kloos i in. (1948) oraz Ludwig (1960) wyróżniali ten takson w randze odmiany. Damboldt (1963) uważał go za dobry gatunek w obrębie rodzaju *Diphasium*. Odrębność taksonomiczną poparł również Rauschert (1967), który twierdził, że jest to samodzielna jednostka, a nie ekomorfoza *L. tristachyum*, jednak wykluczył mieszańcowe pochodzenie taksonu. Ostatecznie jako odrębny gatunek w rodzaju *Diphasiastrum* ulokował go Holub (1975a). Analizy cech morfologicznych, wykorzystanie metod statystycznych oraz stwierdzenie wysokiego procentu abortywnych zarodników wskazywały na mieszańcowe pochodzenie taksonu (Pacyna, 1972a), co ostatecznie zostało potwierdzone przez zastosowanie markerów molekularnych (Bennert *et al.*, 2011).

Nazwa gatunkowa została nadana dla upamiętnienia francuskiego inżyniera i paleobotanika Charlesa René Zeillera (1847–1915).

Sporofit (Ryc. 2.18, 2.19) wytwarza cylindryczne pędy płożące, pozornie główne, pełzające do 10 cm pod ziemią lub ukryte na powierzchni ziemi w liściach i mchach, z rzadkimi, skrętolegle ułożonymi, lancetowatymi mikrofilami. Pędy wzniesione nadziemne, pozornie boczne, zakładają się regularnie, są trawiastozielone do żółtawozielonych, wielokrotnie dichotomicznie rozgałęzione, tworzą szerokie, luźne, czasem nieregularne wachlarzykowate skupienia (moduły), 13–25(27) cm wys., a z kłosami 17–30(37) cm. Pędy płonne 1,5–2,1 mm szer., silnie spłaszczone, strona grzbietowa lekko wypukła, błyszcząca i ciemnozielona, strona brzuszna płaska lub lekko

wklęsła, matowa, jasnozielona, lecz nie sina. Międzywęźla wydłużone (1,9–2,7 mm). Mikrofile dimorficzne, trofofile anizofilowe, grzbietowe wydłużone, lancetowate, w środku najszersze, szerokie jak trofofile boczne, o długiej, zbiegającej nasadzie, trofofile boczne proste lub zgięte, niekiedy z końcami zagiętymi na stronę brzuszną, odstające lub rzadziej przylegające do pędu, ich wolne części krótkie, nasada zbiegająca po pędzie. Trofofile brzuszne delikatne, lekko wypukłe, tylko nieznacznie i równomiernie rozszerzające się w nasadzie, ich wolne części prawie tak długie, jak wolne części trofofili grzbietowych. Sporofile krótkie i szerokie, okrągławe lub sercowate, 1,4–1,8 mm dł. i 1,5–1,9 mm szer., często niewiele dłuższe od zarodni, żółtozielone, z szerokim, jasnym, sfałdowanym obłonieniem. Kończyk wyraźnie oddzielony, krótki. Kłosy zarodnionośne ustawione na osiach pozornie głównych lub bocznych na 2–3 cm dł. szypułach, rozwidlonych 1–3× na mniejsze, 0,5–1,5 cm dł. szypułki. Na jednym wachlarzykowatym skupieniu (module) szypuł 1–3, rzadko więcej, a kłosów 2–8 (wyjątkowo więcej). Zarodniki w zarysie trójkątnokoliste, w położeniu biegunowym (bez listewek siatki) (27,5)–31,0–(34,0) µm, z trójdzielnym szwem na biegunie proksymalnym o promieniu (12,0)–17,0–(19,0) µm; dojrzewają VII–VIII(IX). Egzyna z siatkowatą skulpturą, oczka siatki w postaci nieregularnych wieloboków różnej wielkości, z wystającymi listewkami, wysokimi do 5 µm (Stachurska *et al.*, 1970). Zarodniki w większości abortywne (Kukkonen, 2000). **Gametofit** typu *complanatum*.

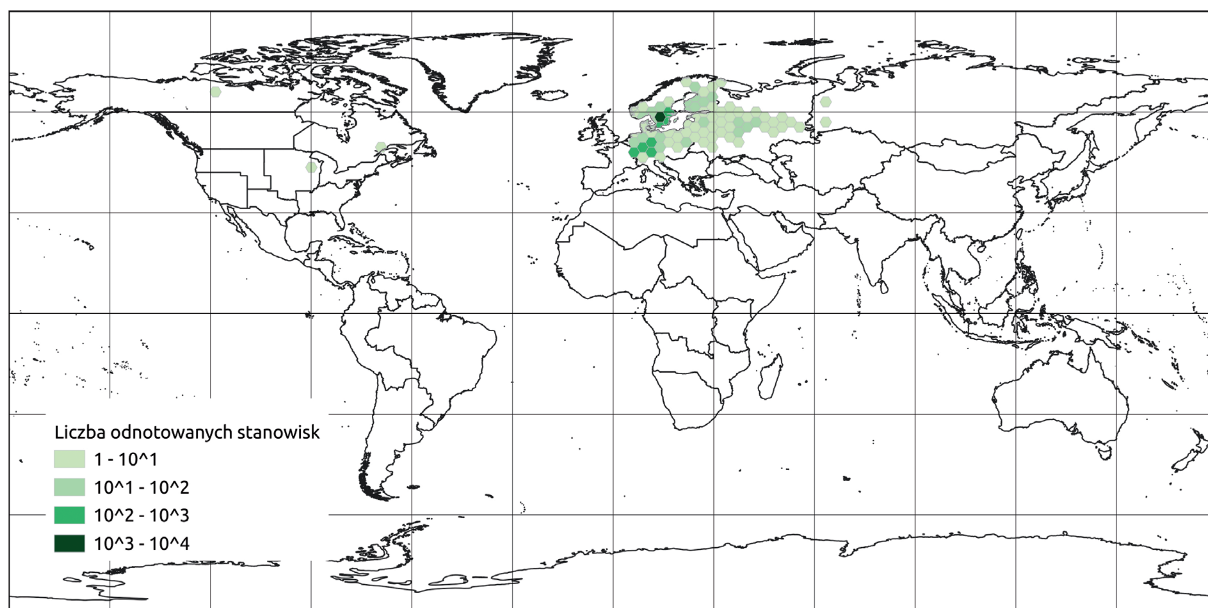
Liczba chromosomów: 2n = 46 (Dostál, 1984b; Niemcy – Wagner, 1992); n = 23 (USA – Wagner, 1992).

Zmienność wewnątrzgatunkowa: takson morfologicznie b. zmienny, bardziej niż taksony rodzicielskie (Pacyna, 1972a) i o cechach pośrednich pomiędzy nimi, wielkością i kształtem zbliżony do *D. complanatum*, jednak płonne pędy węższe i luźniej ułożone, lub do *D. tristachyum*, od którego różni się wyższym wzrostem i luźniejszym, nierównoległym układem pędów. Zmienność *D. ×zeilleri* zależy od warunków siedliskowych, głównie od światła: formy z cienia morfologicznie zbliżają się do *D. complanatum*, a formy z nasłonecznionych siedlisk do *D. tristachyum* (Ivanenko, 2016).

Biologia i ekologia: sporofit jest chamefitem. Rośnie na siedliskach typowych dla taksonów rodzicielskich, na glebach piaszczystych lub kamienistych, suchych i świeżych, oligotroficznych, kwaśnych (pH 2,8–4,8), rzadko mezotroficznych, głównie nasłonecznionych, choć toleruje półcień. Liczby wskaźnikowe: L 3–4, T 3, H 2–3, R 2, T 2, S 0. Ekologicznie zajmuje położenie pośrednie między gatunkami rodzicielskimi (Holub, 1975b). W porównaniu do *D. complanatum* preferuje bardziej suche i świetliste lasy szpilkowe, ale bardziej wilgotne i cieniste niż *D. tristachyum* (Ivanenko, 2016). Nie jest jednak izolowany ekologicznie od gatunków rodzicielskich i nierzadko z nimi współwystępuje (Kukkonen, 2000; Procházká & Harčarik, 1999).

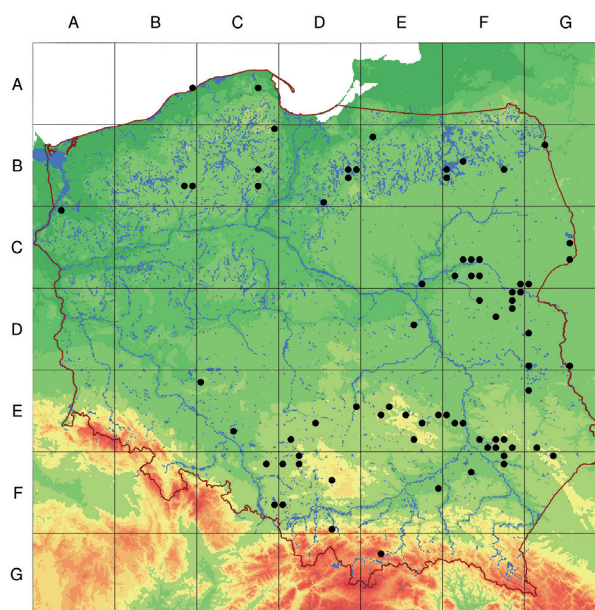
Zbiorowiska roślinne: występuje głównie we wrzosowiskach (Cl. *Calluno-Ulicetea*) i borach sosnowych All. *Dicrano-Pinion* (Cl. *Vaccinio-Piceetea*). W górach (w Ponikwi, Beskid Mały) utrzymywał się na zrębie po kwaśnej buczynie górskiej (All. *Luzulo-Fagion sylvaticae*, Cl. *Carpino-Fagetea sylvaticae*), a w Gorcach w murawie bliźniczkowej *Hieracio-*(*vulgati*)*-Nardetum* Kornaś 1955 n. n. em. Balcerkiewicz 1984 (Cl. *Nardetea strictae*) ze znacznym udziałem *Calluna vulgaris* oraz kępą *D. complanatum.*

Zasięg geograficzny: nie do końca rozpoznany ze względu na problem z identyfikacją taksonu. Występuje głównie na obszarach półkuli pn. o umiarkowanym klimacie, przeważnie tam, gdzie pokrywają się lub pokrywały zasięgi gatunków rodzicielskich; Europa, Azja (Syberia) i wsch. część Ameryki Pn. (Ivanenko, 2016). Dotychczas najczęściej notowany w Europie Środkowej (Niemcy, Czechy, Austria, Polska, Słowacja; Dostál, 1984b; Jalas & Suominen, 1972; Pacyna, 1972b) oraz Fennoskandii. Na zach. sięga do wsch. Francji (Wogezy; Rouy, 1913), Holandii (Kloos *et al.*, 1948) i Belgii (Rauschert, 1967). Znacznie rzadziej podawany w Europie Wsch.: na Litwie, Białorusi (Pacyna, 1972b), w Rosji (Ivanenko & Tzvelev, 2004) i na Ukrainie (Protopopova, 1974). Na pn. Europy sięga po pn. granicę lasu (Jonsell & Karlsson, 2000; Kukkonen, 1986) oraz do pn.–wsch. części Rosji (Ivanenko & Tzvelev, 2004). W Rosji rozmieszczenie *D. ×zeilleri* pokrywa się ze stanowiskami *D. tristachyum,* który prawdopodobnie nie występuje dalej na wsch. od okręgu tiumeńskiego (pn.–zach. Syberia przylegająca do Uralu; Naumenko & Ivanenko, 1999). Występuje też w środkowo-zach. części Syberii (Ivanenko, 2016).



Ryc. 2.20. Mapa rozmieszczenia *Diphasiastrum ×zeilleri* (Rouy) Holub na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)

Nie ma zgodności, co do zasięgu *D. ×zeilleri* w Ameryce Pn. W USA występuje w pn.–środkowej i zach. części Minnesoty (Wagner & Beitel, 1993), natomiast Ivanenko (2007) uważa, że pn. granica zasięgu przebiega przez Nową Fundlandię, Ontario, Quebec i Manitobę. Holub (1975b) podaje, że *D. ×zeilleri* występuje nie tylko w obrębie współczesnego zasięgu *D. complanatum* i *D. tristachyum,* ale też bardziej na pn., w strefie subarktycznej Europy i Ameryki Pn., gdzie *D. tristachyum* obecnie nie występuje. Stanowisko *D. ×zeilleri* podawano także na Grenlandii, jednak Porsild (1935) w wyniku krytycznej rewizji stwierdził, że okazy z Grenlandii należą do *D. tristachyum* (Ryc. 2.20).



Ryc. 2.21. Mapa rozmieszczenia *Diphasiastrum ×zeilleri* (Rouy) Holub w Polsce (Zając & Zając, 2001, uzupełnione i zaktualizowane)

Rozmieszczenie w Polsce: takson na bardzo rozproszonych stanowiskach (Pacyna, 1972b), rozmieszczenie nie jest do końca rozpoznane, może współwystępować z jednym lub obydwoma gatunkami rodzicielskimi. Nieliczne stanowiska w pn. i środkowo–wsch. części kraju, nieco liczniejsze w pasie wyżyn i na Górnym Śląsku, znacznie rzadszy w części zach. Ostatnio podano nowe stanowisko na Wyżynie Olkuskiej (Śliwińska–Wyrzychowska & Bogdanowicz, 2013). W górach nieliczne potwierdzone stanowiska w Karpatach (Beskid Mały, Gorce; Ryc. 2.21). Zasięg pionowy: na niżu częstszy, w górach b. rzadki – podawany z dwóch stanowisk: w Beskidzie Małym w Ponikwi, na wys. ok. 600 m n.p.m. (A. Paterek, materiały niepublikowane z 1991 r.) i w Gorcach pod szczytem Jaworzynki Gorcowskiej (Piorunowca), na wys. 1040 m n.p.m. (Kozak, 2007; Kozak & Pacyna, 2008; Pacyna, 2008, 2014). Stanowisko w Karkonoszach w obrębie pasa granicznego na Równi pod Śnieżką, pomiędzy Torfowiskiem na Upie a Śląskim Domem (wysokość 1420 m n.p.m., piętro subalpejskie; Krukowski, 2000; Procházká & Harčarik, 1999) po weryfikacji zostało przypisane do *D. ×issleri* (patrz *D. ×issleri*). Grupa mieszańców występujących w tej lokalizacji wymaga szczegółowych badań.

Substancje zapasowe i metabolity wtórne: wobec nierozróżniania przez chemików *D. ×zeilleri, D. complanatum* i *D. tristachyum*, dopóki nie będzie szczegółowych opracowań można przypuszczać, że skład chemiczny *D. complanatum* odnosi się również do obu blisko spokrewnionych taksonów mieszańcowych.

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: włączony do czerwonej listy w 2006 r. w kat. V, obecnie kat. DD ze względu na niewystarczające rozpoznanie stanu zachowania (Tabela 5). Obecny na większości list regionalnych w wysokich kat. zagrożenia: RE (GSl), CR (DSl – tu błędnie podany, OSl), EN (WMp, Pśr), VU (PGd, NPp, K) oraz DD (Wp, L; Tabela 6). W Europie NT – bliski zagrożenia. Takson rzadki lecz długowieczny. Przyczyną zagrożenia są zmiany gospodarki leśnej, przekształcenie fitocenoz i ich składu gatunkowego, zastępowanie lasów mieszanych monokulturami sosnowymi, a także przeorywanie zrębów (Piękoś-Mirkowa & Mirek, 2003) oraz postępująca sukcesja (m.in. w Karkonoszach), będąca wynikiem eutrofizacji i zmian klimatu.

Ochrona prawna: w Polsce chroniony od 1946 r., w latach 1983–1995 podlegał ochronie częściowej, od 1995 r. pod ochroną ścisłą. Jak u wszystkich widłaków, do 1995 r. dopuszczony był zbiór kłosów (Tabela 7). Część siedlisk, w których był obserwowany, jest chroniona w systemie Natura 2000 jako 9110 – kwaśne buczyny, 4030 – suche wrzosowiska. Prawdopodobnie także występuje w pozostałych zbiorowiskach, w których rosną gatunki rodzicielskie.

6. *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub – Widlicz alpejski

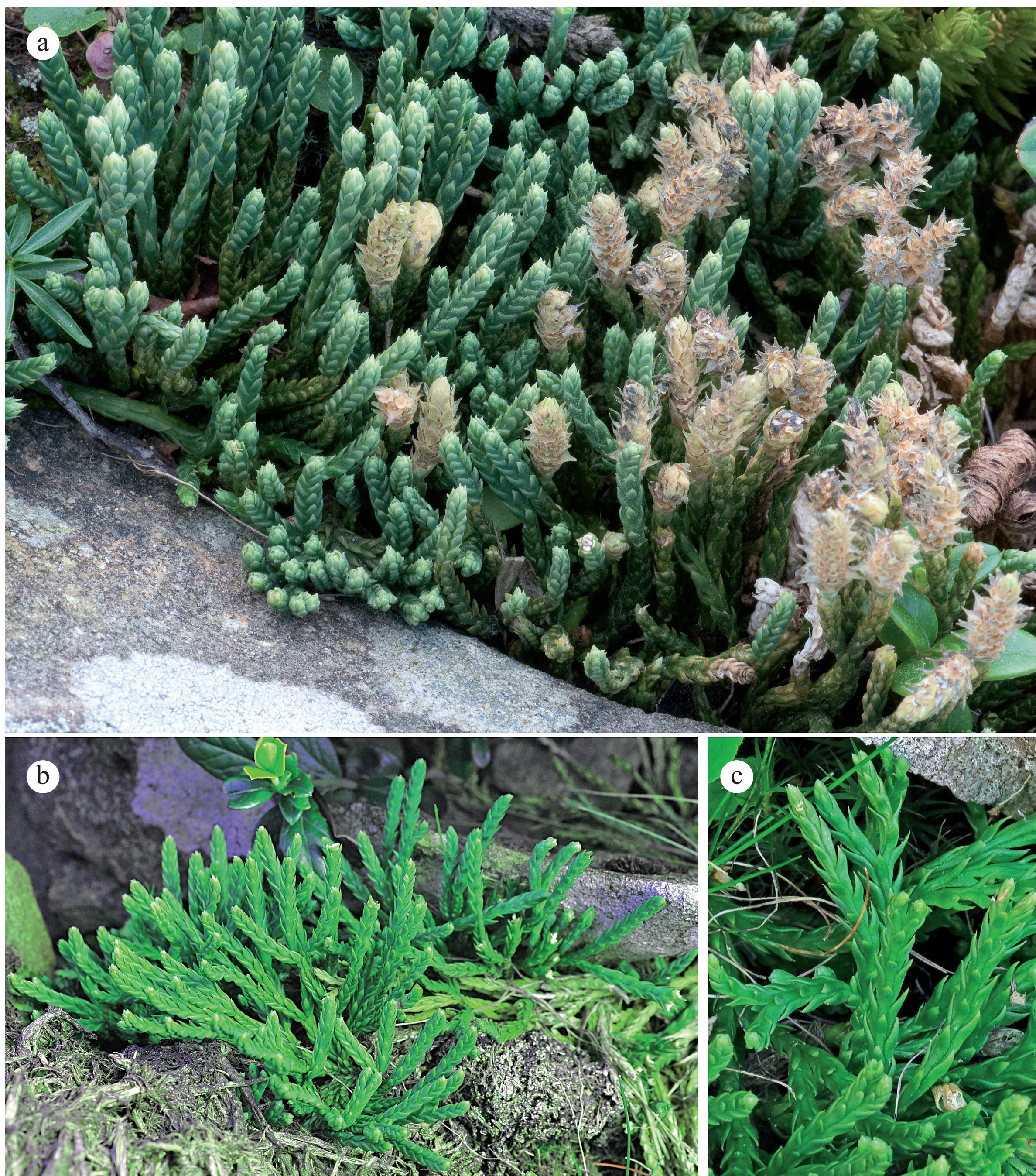
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub, Preslia 47: 107 (1975)

Lektotyp: Herb. Linn. No. 1257.19 (LINN), Wilce in Beih. Nova Hedwigia 19: 132 (1965). **Bazonim:** *Lycopodium alpinum* Linné, Sp. Pl. 2, 1104 (1753). **Synonimy:** *Lepidotis alpina* (L.) P. Beauv., Prodr. Aethéogam. 107 (1805); *Lycopodium cupressifolium* Opiz, Kratos 4: 15 (1819); *Stachygynandrum alpinum* (L.) C. Presl, Abh. (K.) Böhm. Ges. Wiss., Math.-Naturw. Cl. V, 3: 583 (1845); *Lycopodium chamarense* Turcz. ex Ledeb., Fl. ross. 4: 498 (1853) nom. inval.; *Lycopodium complanatum* subsp. *alpinum* (L.) Hook. f., Student. Fl. Brit. Isl., ed. 3: 524 (1870); *Lycopodium alpinum* var. *planiramulosum* Takeda, Bot. Mag. (Tokyo) 23(275): 229 (1909); *Lycopodium alpinum* f. *umbrosum* Porsild, Meddel. Gronland 93: 23 (1935); *Diphasium alpinum* (L.) Rothm., Feddes Repert. 54: 65 (1944); *Lycopodium alpinum* L. subsp. *cupressifolium* (Opiz) Dostál, Květena ČSR: 8 (1948); *Diphasiastrum complanatum* subsp. *alpinum* (L.) Jermy, Fern Gaz. 13: 260 (1989); *Diphasiastrum alpinum* var. *planiramulosum* (Takeda) Satou, Hikobia 12(3): 268 (1997); *Diphasiastrum alpinum* var. *ergakense* Stepanov, Botanika (Stepanov): 23 (2017).

Linneusz opisał takson i nadał mu nazwę *Lycopodium alpinum.* Jest to nazwa historyczna, znana i długo stosowana. Ze względu na odmienną morfologię pędów gatunek przeniesiony z rodzaju *Lycopodium* najpierw do *Diphasium*, a następnie *Diphasiastrum*. Nazwa gatunku pochodzi z łac. *alpinus* = alpejski i nawiązuje do jego występowania w Alpach.

Takson *D. kablikianum* (Domin) Dostál [=*Lycopodium alpinum* L. subsp. *kablikianum* Domin, Rozpravy Čes. Akad. Ved Umeni, Cl. Mat. Natur. (Praha) 47/1937, 19: 13 (1938); *Diphasium alpinum* subsp. *kablikianum* (Domin) Dostál, Clič Květ. ČSR, ed. 2, 68 (1958); *Diphasiastrum kablikianum* (Domin) Dostál, Folia Mus. Rer. Natur. Bohem. Occid., Ser. Bot., 21: 3 (1984)] podawany przez Hasslera (2023) jako synonim *D. alpinum* wg opisu (Dostál, 1984b) ma cechy wskazujące na mieszańcowe pochodzenie. Szerokie 2,5–4 mm i b. płaskie pędy płonne, z bardzo małymi i wąskimi trofofilami brzusznymi ok. $^1/_6$ szer. pędu wskazują na *D. complanatum*, natomiast siedzące kłosy na *D. alpinum*. Według Dostála (1984b) takson był podawany z Karkonoszy i możliwe, że był starym mieszańcem tych dwóch gatunków, czyli *D. ×issleri*.

Sporofit (Ryc. 2.22, 2.23) niebieskozielony, w miejscach zacienionych bardziej zielony, zróżnicowany na osiągające kilkadziesiąt cm dł. pędy płożące (plagiotropowe), pełzające po powierzchni ziemi lub płytko pod powierzchnią i odchodzące od nich wznoszące się niskie pędy nadziemne (ortotropowe), (5)7–12(15) cm wys., gęste, regularnie rozgałęzione dichotomicznie, tworzące zwarte darnie. Pędy wznoszące się u form typowych nie są spłaszczone grzbietobrzusznie, są czterokanciaste lub na przekroju niemal okrągłe, 1,6–2,0 mm szer.; u form cieniowych mogą być ± spłaszczone i wydłużone. Międzywęźla 1,3–2,0 mm dł. Stosunek dł. międzywęźla do



Ryc. 2.22. *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub: a – darń pędów ortotropowych, widoczne zamierające po wysypaniu zarodników kłosy, stanowisko nasłonecznione, b – pokrój płonnych pędów ortotropowych, stanowisko cieniowe, c – zbliżenie pędów ortotropowych. Fot. Wojciech Szypuła

szer. pędu wynosi ok. 0,90. Mikrofile dimorficzne, trofofile słabo anizofilowe, grzbietowe i boczne duże, szerokolancetowate, szersze niż ⅓ szer. międzywęźla pędu, ich wolne części dłuższe od międzywęźla. Trofofile boczne ściśle przylegające do pędu, częściowo go obejmują, zachodząc na jego stronę grzbietową i brzuszną, tworząc wyraźne żeberka. Po stronie brzusznej z zagięcia trofofili bocznych tworzy się rynna, w której znajdują się trofofile brzuszne. Trofofile brzuszne 1,5–2,2 mm dł., o bardzo charakterystycznym kształcie (kształt kielni) wydłużonego trójkąta, zaokrąglonego u podstawy, o kolankowato zgiętej i zwężającej się nasadzie i szczycie przylegającym do pędu, dłuższe od międzywęźli, prawie równe wolnym częściom trofofili grzbietowych. Sporofile ponad 2× dłuższe od zarodni, 2,0–2,4 mm dł., szersze od trofofili, jajowatotrójkątne, od podstawy równomiernie zwężające się ku górze, bez kończyka lub rzadziej (na miejscach ocienionych) ze słabo wyodrębnionym kończykiem 0,8–1,2 mm dł. Brzeg sporofila



Ryc. 2.23. *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub, okazy zielnikowe, rośliny ze stanowisk zacienionych, *lg.* W. Szypuła, okazy w WA: a – fragment pędu plagiotropowego z odchodzącym pędem ortotropowym (pojedynczy moduł), b, c – pokrój płonnych pędów ortotropowych z silnie zacienionego stanowiska, c – zbliżenie pędu. Fot. Wojciech Szypuła

prawie nieobłoniony, gładki lub delikatnie odlegle ząbkowany. Kłosy zarodnionośne pojedyncze, czasem pozornie podwójne (wynik rozgałęzienia pędu przed wytworzeniem kłosa), siedzące, krótkie, 1,0–1,7 cm dł. Zarodnie nerkowatego kształtu, na krótkim trzonku. Zarodniki w zarysie trójkątnokoliste, w położeniu biegunowym (32,0)–36,0–(39,0) µm (Stachurska *et al.*, 1970), z trójdzielnym szwem na biegunie proksymalnym. Egzyna z siatkowatą skulpturą, oczka siatki w postaci nieregularnych wieloboków. Dojrzewają VII–IX. **Gametofit** typu *complanatum*; po raz pierwszy opisany przez Thomasa jako podobny pod względem cech morfologicznych i anatomicznych do gametofitu *D. complanatum* (Thomas, 1975). Endofityczny grzyb w komórkach przedrośla *D. alpinum* długo pozostawał niezidentyfikowany. Początkowo sądzono, że należy do Glomeromycota, natomiast badania Horna i in. (Horn *et al.*, 2013) sugerują, że głównym endosymbiontem jest przedstawiciel Sebacinales grupy B (Basidiomycota).

Liczba chromosomów: 2n = 46 (Dostál, 1984b; Hersey & Britton, 1981; Löve & Löve, 1961a; Valentine, 1964; Wagner, 1992), 2n = 44 (Sorsa, 1963a, 1963b), 2n = 48, n = 22–24 (Sorsa, 1963a); n = 24–25 (Manton, 1950).

Zmienność wewnątrzgatunkowa: oprócz formy typowej dość często jest spotykana postać wypłoniona, wykształcająca się w zacienionych siedliskach (Ryc. 2.23). Odznacza się znacznym wydłużeniem pędów, a spłaszczone płonne pędy są podobne do *D. complanatum* lub *D. ×issleri*, międzywęźla są wydłużone i wąskie, trofofile boczne odstające, jak u *D. complanatum*, wąskie i lekko zgięte, trofofile brzuszne są długie, wąskolancetowate, lecz z ± wyodrębnioną kolankowato zgiętą nasadą, lekko łukowato odchylone od pędu. Obie formy można obserwować na okazach o długim kłączu, którego część znajduje się na dobrze oświetlonym podłożu, a inna część w miejscu stale ocienionym, np. pod kosodrzewiną. Badania genetyczne pokazały obecność dwóch rozdzielonych geograficznie genotypów, ale nie wydzielono ich dotychchczas jako odrębne jednostki (Schnittler *et al.*, 2019).

Mieszańce: *D. alpinum* × *D. complanatum* = *D. ×issleri* (Rouy) Holub, *D. alpinum* × *D. tristachyum* = *D. ×oellgaardii* Stoor, Bourdie, Jérôme, Horn, Bennert. Badania z użyciem markerów molekularnych potwierdziły ich mieszańcowe pochodzenie (Aagaard, 2009; Bennert *et al.*, 2011).

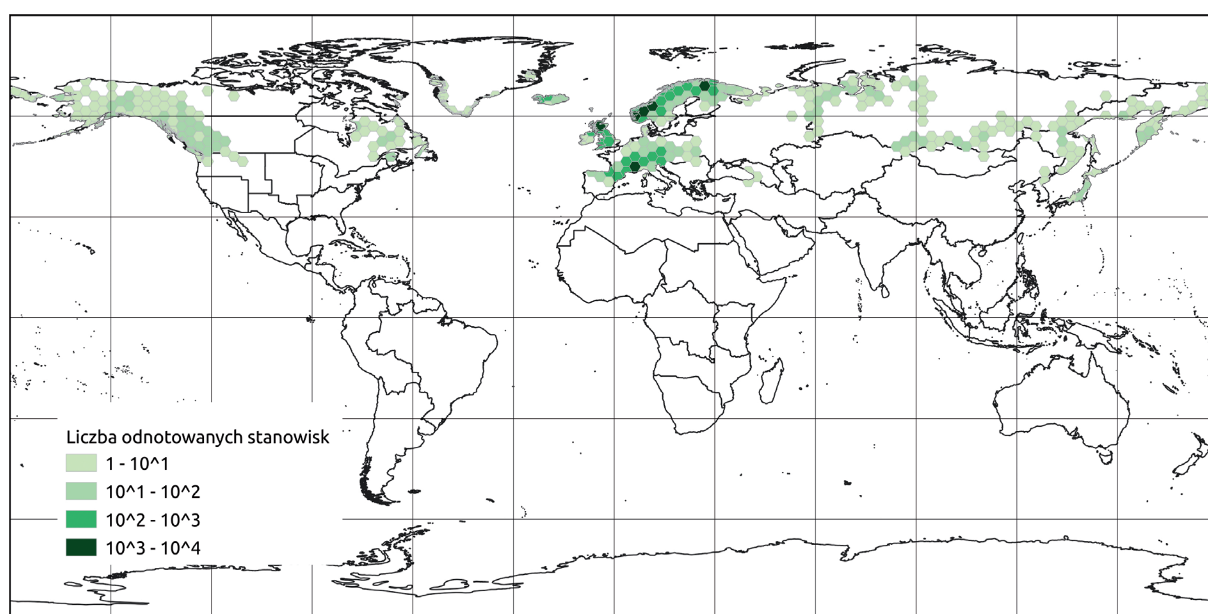
Biologia i ekologia: sporofit wieloletni chamefit, wolno rosnący. Pędy płożące przyrastają ok. 0,5 cm na rok (Kaufmann, 2018). Światłolubny, toleruje półcień, okazy typowe raczej na

otwartych terenach, natomiast w miejscach cienistych, np. pod kosodrzewiną, rośliny są wypłonione. Gatunek zimnolubny, acidofilny, unika podłoża wapiennego, zajmuje siedliska oligotroficzne, szczeliny i gleby naskalne, piaszczyste lub żwirowe po kamieniste, świeże, okresowo wilgotne do okresowo suchych. Liczby wskaźnikowe: L 4–5, T 1–2, H 3, R 2, Tr 2, S 0. Słaby konkurencyjnie, występuje w murawach o niskiej runi, w lukach górskich wrzosowisk i bażynowisk, na obrzeżach zarośli kosodrzewiny, także na nagim podłożu, np. na tzw. kaszy granitowej (żwirze).

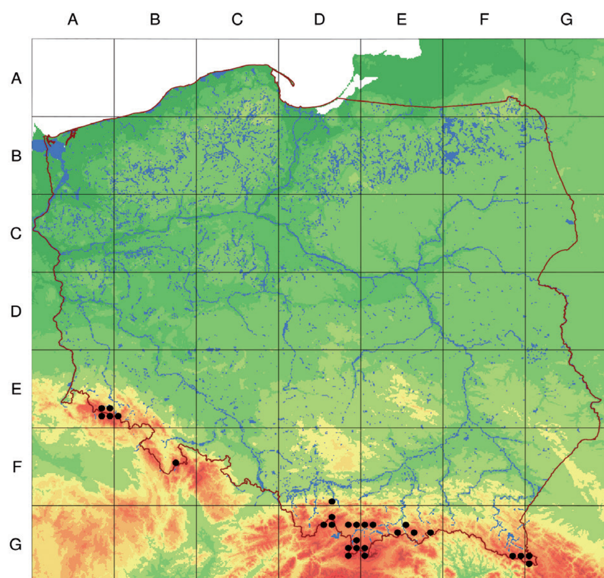
Zbiorowiska roślinne: w niższych partiach gór w bliźniczyskach (Cl. *Nardetea strictae*), borówczyskach (Cl. *Calluno-Ulicetea*), młodnikach świerkowych, w piętrze subalpejskim w bliźniczyskach, borówczyskach i wrzosowiskach alpejskich (Cl. *Calluno-Ulicetea;* Cl. *Loiseleurio procumbentis-Vaccinietea*) oraz w lukach i na obrzeżach w zaroślach kosodrzewiny (All. *Pinion mugo*, Cl. *Roso pendulinae-Pinetea mugo*), a w piętrze alpejskim przeważnie w acidofilnych murawach wysokogórskich (Cl. *Juncetea trifidi*), na upłazach trawiastych i skalistych. W partiach wierzchowinowych grzbietów Karkonoszy, w piętrze kosówki powyżej 1350 m n.p.m., występuje także w *Carici* (*rigidae*)-*Nardetum* (Zlatník 1928) Jeník 1961 (Cl. *Juncetea trifidi*), górskim antropogenicznym zbiorowisku, powstałym przez wypalanie kosówki na tereny pasterskie (Matuszkiewicz, 2017).

Zasięg geograficzny: gatunek arktyczno-górski, cyrkumpolarny, z dysjunkcją w środkowej części Ameryki Pn.: Grenlandia, wybrzeża pd.-zach. i pd.-wsch., liczniejsze stanowiska na półwyspie Labrador i na Alasce oraz rozrzucone stanowiska w górach we wnętrzu kontynentu po ok. 42°N (Wagner & Beitel, 1993). W Europie pn. i środkowej we wszystkich wyższych pasmach górskich, wyłączając obszary wysunięte najbardziej na pd. Występuje na Islandii, Wyspach Brytyjskich, w Skandynawii, arktycznej części europejskiej Rosji (Półwysep Kola, środkowa Karelia, środkowy Ural). Na pd. sięga po Pireneje, Alpy, Apeniny, Sudety, Karpaty i góry pd. części Półwyspu Bałkańskiego (Ivanenko & Tzvelev, 2004; Valentine, 1964). Notowany w pd.-wsch. Turcji; liczne stanowiska w azjatyckiej części Rosji (głównie Syberia, kilka stanowisk wokół pn.-wsch. i pd.-zach. brzegów Bajkału oraz dość liczne na pn.-wsch. i zach. od niego (Malyshev & Peshkova, 1979); nieliczne stanowiska w pn. Mongolii, Indiach (Sikkim), Japonii; w Chinach dwa stanowiska (w prowincji Heilongjiang, w pn.-wsch. części kraju przy granicy z Rosją oraz w prowincji Jilin, w pd.-wsch. części kraju; Ivanenko & Tzvelev, 2004; Zhang & Iwatsuki, 2013; Ryc. 2.24).

Rozmieszczenie w Polsce: w Sudetach dość częsty w Karkonoszach (Krukowski, 2000), rzadki w Masywie Śnieżnika (Wójcik, 2017). W Karpatach Zach. głównie w Tatrach (liczne stanowiska), a także na Pogórzu Spisko-Gubałowskim, w Pieninach, wyższych partiach Beskidów



Ryc. 2.24. Mapa rozmieszczenia *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)



Ryc. 2.25. Mapa rozmieszczenia *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub w Polsce (Zając & Zając, 2001, uzupełnione i zaktualizowane)

(Pilsko, stanowisko historyczne; Berdau, 1890), na Babiej Górze, Orawie, Gorcach, w Beskidzie Sądeckim, Beskidzie Małym (Leskowiec; *lg*. J. Twarogowa, 1954; WSPK). W Karpatach Wsch. w Bieszczadach Zach. wcześniej podawane dość liczne stanowiska (Jasiewicz & Zarzycki, 1960); Zemanek i Winnicki (1999) podają siedem stanowisk: Połonina Wetlińska, Mała Rawka, między Bukowym Berdem a Krzemieniem, Krzemień, Kopa Bukowska, Tarnica, Rozsypaniec (Ryc. 2.25). Zasięg pionowy: gatunek wysokogórski, rzadki w niższych partiach gór (m.in. Bukowina k. Harkabuza, Beskid Orawsko-Podhalański, 601 m n.p.m.); kilka innych nisko położonych stanowisk k. Kuźnic i Jaszczurówki cytuje Pawłowski (1956); częsty w Tatrach w piętrze subalpejskim i alpejskim, po ok. 2300 m n.p.m., w Karkonoszach głównie w piętrze subalpejskim (maksimum 1423 m n.p.m. k. skały Słonecznik).

Substancje zapasowe i metabolity wtórne: najlepiej poznaną grupą związków, charakterystyczną dla *D. alpinum*, są alkaloidy o budowie typowej dla Lycopodiaceae. Z grupy likopodyny występuje klawolonina (8*β*-hydroksylikopodyna, obecna też u *L. clavatum*), likoklawina, likopodyna, a z grupy likodyny stwierdzono jedynie des-*N*-*α*-obskurynę (Ma & Gang, 2004). Unikatowym alkaloidem *D. alpinum* jest 8S-*O*-acetylopiklawolonina, nie stwierdzona dotychczas u innych gatunków widłaków (Halldorsdottir *et al.*, 2013).

Zastosowania: znaczenie prawdopodobnie znikome ze względu na niewielkie rozmiary i specyficzne rozmieszczenie oraz łatwiejszy dostęp do innych gatunków rodziny Lycopodiaceae s.str.

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: NT (bliski zagrożenia) (Tabela 5). Jest to rzadki gatunek, notowany wyłącznie w górach, w większości na terenie PN. Zagrożone mogą być tylko nisko położone stanowiska poza ich obszarem (Piękoś-Mirkowa & Mirek, 2018). Regionalnie włączony do czerwonych list na Dolnym i Górnym Śląsku, VU (DSl, S), RE (GSl) (Tabela 6).

Ochrona prawna: w Polsce chroniony od 1946 r., w latach 1983–1995 podlegał ochronie częściowej, od 1995 r. pod ochroną ścisłą. Do 1995 r. dopuszczony był zbiór kłosów (Tabela 7). Siedliska, w których występuje, są chronione w systemie Natura 2000 jako 6150 – wysokogórskie murawy acidofilne, 4060 – borealne i alpejskie wrzosowiska (dla Polski przetłumaczone jako wysokogórskie borówczyska bażynowe), 6230 – górskie i niżowe murawy bliźniczkowe.

7. *Diphasiastrum ×issleri* (Rouy) Holub – Widlicz Isslera

Diphasiastrum /×/ *issleri* (Rouy) Holub, Preslia 47: 108 (1975)

Bazonim: *Lycopodium issleri* (Rouy) Domin, Věda přirodni (Praha) 18: 204 (1937). **Synonimy:** *Lycopodium complanatum* L. (var.) α *genuinum* * *fallax* Čelak., Prodr. Fl. Böhm. 1: 14 (1867); *Lycopodium complanatum* L. subsp. *genuinum* Čelak. var. *fallax* (Čelak.) Čelak., Vestnik Kral. Ces. Spolec. Nauk, Praha, 83: 57 (1884) (an 1885?); *Lycopodium alpinum* var. *decipiens* Syme ex Druce, Ann. Scott. Nat. Hist. 1892: 184 (1892); *Lycopodium complanatum* var. *adpressifolium* Mougeot ex Issler, Bot. Jahrb. 43/3: Beibl. 99: 52 (1909); *Lycopodium alpinum* var. *thellungii* Herter in Schinz et Thellung, Exkursionsfl. Schweiz, 3. Ausfl. 14 (1909); *Lycopodium alpinum* L. race *L. issleri* Rouy, Fl. France 14: 489 et 492 (1913); *Lycopodium complanatum* δ (var.?) *issleri* (Rouy) Rouy = *L. issleri* Rouy, Fl. France 14: 492 (1913); *Lycopodium complanatum* var. *pseudoalpinum* Farw., Rep. (Annual) Michigan Acad. Sci. 18: 94 (1916) [n. v.]; *Lycopodium alpinum* var. *issleri* (Rouy) P. Fourn., Quatre Fl. France: 1 (1934); *Lycopodium complanatum* f. *pseudoalpinum* (Farw.) Porsild, Meddel. Grønland 93(3): 20 (1935); *Lycopodium complanatum* L. subsp. *issleri* (Rouy) Domin, Rozpravy Čes. Akad. Ved Umeni, Cl. Mat. Natur. (Praha) 47/1937, 19: 25 (1938) (Sep. 1937?), pro hybr.; *Lycopo-*

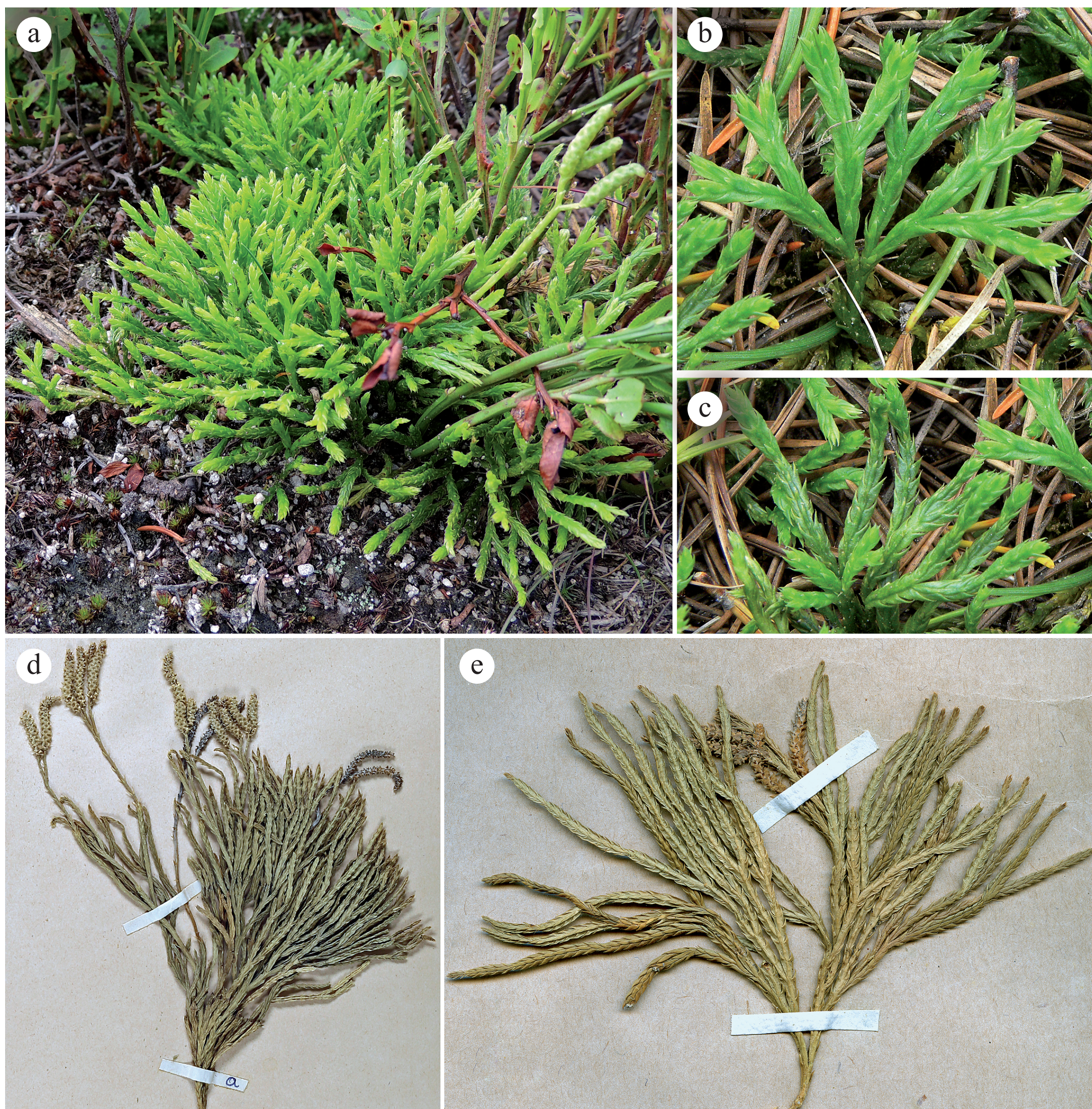
dium alpinum L. subsp. *issleri* (Rouy) Chassagne, Fl. Auvergne 1: 3 (1956); *Lycopodium ×issleri* (Rouy) Lawalrée, comb. superfl., Bull. Soc. Bot. Belg. 90: 114 (1957); *Diphasium complanatum* subsp. *issleri* (Rouy) Dostál, Clič Květ. ČSR, ed. 2, 68 (1958); *Diphasium ×issleri* (Rouy) Holub, Preslia: 32: 432 (1960); *Diphasiastrum ×issleri* (Rouy) Holub, Preslia 47: 108 (1975); *Diphasiastrum complanatum* subsp. *issleri* (Rouy) Jermy, Fern Gaz. 13: 260 (1989).

W niektórych źródłach jako synonim podawany był *D. kablikianum* (w różnych rangach), por. synonimizację taksonu *D. alpinum*.

Historia wydzielenia i nazewnictwa *D. ×issleri* jest długa i skomplikowana. Już w drugiej poł. XIX w. opisywane były okazy widłaków morfologicznie pośrednie między *Lycopodium alpinum* i *L. complanatum*, włączane do jednego lub drugiego gatunku, lecz nie miały one nadanej własnej nazwy (Ascherson & Graebner, 1896–1898; Druce, 1882; Luerseen, 1889). Pierwszym, który nadał nazwę łacińską tym odrębnym formom (*Lycopodium complanatum* α *genuinum* * *fallax*) był Čelakovsky (1867). Ten sam takson został opisany przez Isslera (1910), który nazwał go *die Pflanze vom Tanneckfelsen*, jednak bez podania łacińskiej nazwy. Kolejną nazwę taksonu, *L. complanatum* var. *adpressifolium,* znalazł Issler wcześniej, w 1909 r., w zielniku Mougeota. Issler nie był pewny natury tej rośliny, uważał, że może to być *L. complanatum*, które pod wpływem specyficznych warunków siedliskowych upodobniło się do *L. alpinum*. Rozważał również mieszańcowe pochodzenie (*L. alpinum* × *L. complanatum*), choć odrzucił tę hipotezę, ponieważ zakładał brak możliwości krzyżowego zapłodnienia w podziemnym gametoficie (Issler, 1910). Rouy (1913) nadał nazwę łacińską, zaliczając ten takson do *L. alpinum* (jako rasę *issleri*) i wyróżnił dwie odmiany – *alpinoforme* i *complanatoforme*. Równocześnie w obrębie *L. complanatum* L. opisał występowanie okazów wykazujących zakres cech pośrednich pomiędzy *L. complanatum, L. chamaecyparissus* A. Br. (=*D. tristachyum*) i *L. alpinum* L. i na tej podstawie wyróżnił pięć odmian, m.in. δ *issleri* = *L. issleri* Rouy. Domin w 1937 r. opisał ten takson jako odrębny gatunek, a ostatecznie podsumowanie badań i zestawienie cech wyróżniających (Lawalrée, 1957) spowodowało, że takson został zaakceptowany. Holub uznał, że gatunek znany jako *L. issleri* powinien być przeniesiony do rodzaju *Diphasium* (Holub, 1960), a po kolejnej rewizji do rodzaju *Diphasiastrum* (Holub, 1975a).

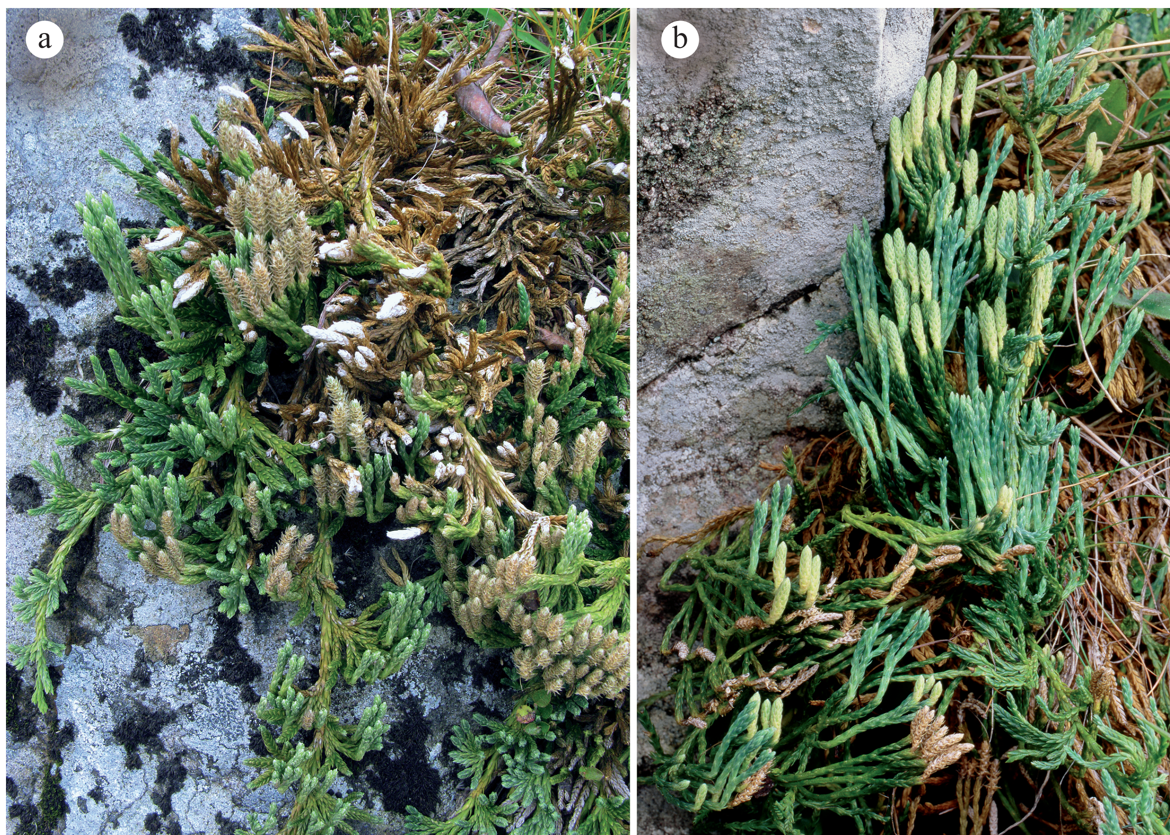
Badacze w oparciu o cechy morfologiczne i rozmieszczenie uważali *D. ×issleri* za jednostkę pośrednią między *D. alpinum* i *D. complanatum* lub mieszańca między tymi gatunkami (Holub, 1960; Lawalrée, 1950), lub mieszańca między *D. alpinum* i *D. tristachyum* (Wilce, 1965; Pacyna, 1972a). Możliwość mieszańcowego pochodzenia taksonu znajdowała zarówno zwolenników (Jermy, 1993; Lawalrée, 1950, 1957; Pacyna, 1972a; Wilce, 1965), jak i przeciwników (Chassagne, 1956; Domin, 1937a, 1937b; Rauschert, 1967). Według Wilce (1965) miał to być paleomieszaniec plejstoceńskiego pochodzenia, który powstał w czasie, gdy zasięg *D. alpinum*, wycofującego się przed lodowcem, częściowo nałożył się na zasięg drugiego gatunku rodzicielskiego (Wilce wskazała *D. tristachyum*). Doszło wtedy do hybrydyzacji na terenach, gdzie dziś występuje *D. ×issleri*. Krzyżowanie mogło zajść w kilku miejscach równocześnie, czym można tłumaczyć rozerwany dziś zasięg geograficzny. Wilce (l. c.) analizowała okazy *D. ×issleri* z Europy, gdy nie było jeszcze znane *D. ×oellgaardii* (mieszaniec *D. alpinum* i *D. tristachyum*), dlatego najprawdopodobniej wskazała na *D. tristachyum* jako na drugą formę rodzicielską. Podobnie Pacyna (1972a) w oparciu o badania morfologiczno-statystyczne początkowo uznała *D. tristachyum* za drugi takson rodzicielski. Obecnie wiadomo, że w badanym materiale były oba taksony: *D. ×issleri* i liczniej reprezentowany *D. ×oellgaardii*, co tłumaczy błędne wskazania na *D. tristachyum* jako drugiego gatunku rodzicielskiego dla *D. ×issleri*, lecz nie podważa teorii jego powstania jako takiej. Øllgaard (1985) uważał, że zapłodnienie krzyżowe w podziemnych gametofitach jest możliwe ze względu na ruch plemników w kapilarach glebowych po ulewnych deszczach lub topnieniu śniegu. Ostatecznie analizy markerów molekularnych potwierdziły mieszańcowe pochodzenie *D. ×issleri* i wykazały, że drugim taksonem rodzicielskim jest *D. complanatum*. *D. tristachyum* jest gatunkiem rodzicielskim odrębnego taksonu mieszańcowego, *D. ×oellgaardii* (Aagaard, 2009; Bennert *et al.*, 2011; Horn & Bennert, 2001). Różne źródła przyjmują rangę taksonu i zapis nazwy jako *Diphasiastrum issleri* lub *Diphasiastrum ×issleri*.

Obecna nazwa mieszańca upamiętnia francuskiego botanika Émile Isslera (1872–1952).



Ryc. 2.26. *Diphasiastrum ×issleri* (Rouy) Holub: a – pędy otrotropowe, widoczny kłos zarodnionośny, b, c – zbliżenie pędów ortotropowych, widoczny układ mikrofili, d – system wachlarzykowatych rozgałęzień pędu ortotropowego, widoczny kłos na długiej szypule (Orawa, Podszkle Bukowina, 850 m n.p.m., *lg*. R. Kobendza, *rev.* A. Pacyna, WA 0000003482), e – powierzchnia pędu od strony górnej i dolnej, okaz zielnikowy (Austria, Tyrol, okolice Sellrain, *lg*. J. Murr, *rev*. W. Szypuła, WA 0000029520). Autorzy zdjęć: a–c – Ewa Szczęśniak, d, e – Wojciech Szypuła

Sporofit (Ryc. 2.26, 2.27) o pokroju zbliżonym zwykle do *D. alpinum*, lecz pędy luźniej ułożone. Pędy plagiotropowe przeważnie pełzające po powierzchni lub pod powierzchnią ziemi. Pędy nadziemne wzniesione, wielokrotnie dichotomicznie rozgałęzione, czasem nieregularnie wachlarzykowate, 6–12(16) cm wys., tworzące moduły, często skupione w dość gęste darnie. Są nieco grzbietobrzusznie spłaszczone, z lekko tylko wypukłą stroną grzbietową, lecz nie tak płaskie, jak u *D. complanatum*, 1,6–2,1 mm szer., o międzywęźlach 1,5–2,2 mm dł. Mikrofile dimorficzne, trofofile anizofilowe, grzbietowe eliptycznolancetowate, w przybliżeniu podobnej dł. jak trofofile boczne. Trofofile boczne proste lub tylko lekko zgięte, przylegające do pędu lub lekko odstające, lecz ich szczyty nigdy nie są zagięte do środka łodygi. Wolne części trofofili grzbietowych i brzusznych stosunkowo długie, prawie równej długości. Trofofile brzuszne siedzące, lancetowate, nieraz z nieznacznie rozszerzoną nasadą, lecz nie w kształcie wydłużonego, zaokrąglonego u podstawy trójkąta, charakterystycznego dla *D. alpinum* i węższe niż u *D. alpinum*, zajmują najwyżej ⅓ szer. międzywęźla. Ich wolne części lekko wypukłe, zwy-



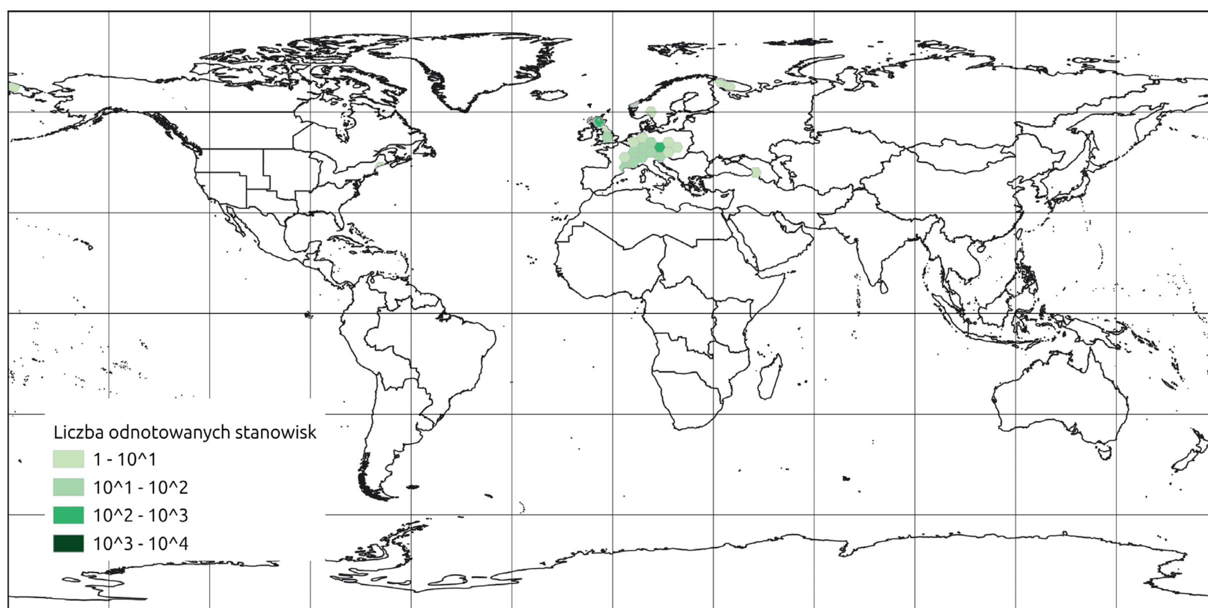
Ryc. 2.27. *Diphasiastrum ×issleri* (Rouy) Holub, pokrój roślin w typie *D. alpinum*. Autorzy zdjęć: a – Anna Pacyna, b – Wojciech Szypuła

kle równe ⅘ dł. międzywęźla, o szczycie sięgającym najwyżej do górnej granicy międzywęźla, przylegające do pędu. Sporofile o słabo obłonionym brzegu, bardzo zmienne, od długich, trójkątnych, bez kończyka, podobnych do *D. alpinum*, poprzez okrągławe z kończykiem lub bez, po krótkie, z dobrze wykształconym kończykiem, podobne do *D. complanatum*. W obrębie jednego kłosa duża zmienność sporofili: u podstawy kłosa sporofile wydłużone i bez kończyka, ku górze kłosa stają się krótsze, z coraz lepiej wykształconym kończykiem. Kłosy zarodnionośne pojedyncze, 2–3 cm dł. i ok. 3 mm szer., siedzące lub na szypułach do 2,5 cm dł., od kilku do kilkunastu na jednym wzniesionym module. Zarodniki dojrzewają VII–VIII (IX), wysoki procent zarodników abortywnych (Wilce, 1965). **Gametofit** typu *complanatum*.

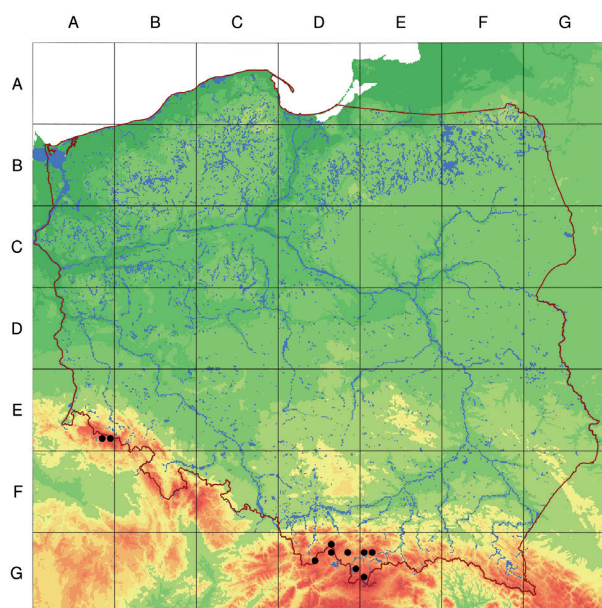
Liczba chromosomów: 2n = 46 (Damboldt, 1962; Dostál, 1984b; Wagner, 1992).

Zmienność wewnątrzgatunkowa: takson mieszańcowego pochodzenia, b. zmienny morfologicznie, zwykle zbliżony do *D. alpinum*, ale wykazujący pełne spektrum cech obu gatunków rodzicielskich oraz form pośrednich między nimi. Ze względu na wykazywaną zmienność jego pozycja taksonomiczna przez długie lata była problematyczna (patrz synonimy). Aktualnie w obrębie taksonu nie wyróżnia się niższych jednostek.

Biologia i ekologia: sporofit chamefit, wieloletni, mogący tworzyć duże płaty. Wymagania siedliskowe nie do końca rozpoznane. Gatunek światłolubny, preferuje siedliska widne, niezadrzewione, co najwyżej toleruje lekki półcień (pojedyncze krzewy lub młode drzewa). Najczęściej zajmuje siedliska zimne do umiarkowanych, świeże do wilgotnych i okresowo wysychających, kwaśne i ubogie. Liczby wskaźnikowe: L 4, T 2–3, H 3, R 2–3, Tr 2, S 0. Zwykle spotykany na niestabilnych i zaburzonych siedliskach. W niższych położeniach górskich zajmuje nietrwałe siedliska na odsłoniętej glebie, będące stadiami sukcesji od ubogich muraw do boru świerkowego na siedliskach naturalnych. Występuje także na siedliskach pochodzenia antropogenicznego, jak przydrożne skarpy, brzegi dróg i nartostrad, notowany także na stertach kamieni (Pacyna, 2014). Ostatnio obserwuje się zanikanie jego siedlisk, m.in. w Gorcach, skąd podawane były dawniej dość liczne stanowiska (A. J. Kornasiowie 1951, A. Jasiewicz 1962,



Ryc. 2.28. Mapa rozmieszczenia *Diphasiastrum ×issleri* (Rouy) Holub na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)



Ryc. 2.29. Mapa rozmieszczenia *Diphasiastrum ×issleri* (Rouy) Holub w Polsce (Zając & Zając, 2001, uzupełnione i zaktualizowane)

Herbarium KRAM). W Karkonoszach (Krukowski, 2000, 2008) najnowsze stanowiska znajdują się na zarastającym dawnym pasie granicznym, w regenerujących się subalpejskich bliźniczyskach i traworoślach, a także w otoczeniu torfowisk stokowych.

Zbiorowiska roślinne: najczęstsze siedliska to luźne, ubogie łąki bliźniczkowe *Hieracio* (*vulgati*)-*Nardetum* Kornaś 1955 n. n. em. Balcerkiewicz 1984 (Cl. *Nardetea strictae*), górskie wrzosowiska i borówczyska (Cl. *Calluno-Ulicetea*; Cl. *Loiseleurio procumbentis-Vaccinietea*), antropogeniczne luki w zaroślach kosodrzewiny (All. *Pinion mugo*, Cl. *Roso pendulinae-Pinetea mugo*), rzadziej młodniki świerkowe lub grupy świerków przy górnej granicy lasu (Cl. *Vaccinio-Piceetea*).

Zasięg geograficzny: nie do końca rozpoznany ze względu na problemy z identyfikacją taksonu. Opisywany jako umiarkowanie borealny (Ivanenko, 2007) i górski (Rothmaler, 2002). Obszar zwartego zasięgu obejmuje góry Europy Środkowej i wsch. część Europy Zach. (Dostál, 1984b; Jalas & Suominen, 1972). Stanowiska wysunięte najbardziej na pn.-zach. znajdują się w Szkocji, Walii i pd. Anglii (Jermy, 1989; Jermy *et al.*, 1978; Page, 1997) oraz Irlandii (Wilce, 1965); najbardziej na zach. wysunięte stanowiska podawane były z Ardenów (Lawalrée, 1950), gór Hunsrück (Korneck & Horn, 2004), Masywu Centralnego (Dostál, 1984b) i Wogezów (Rouy, 1913). Poza granicami zwartego zasięgu notowane były pojedyncze stanowiska w Karpatach Ukraińskich (Pacyna, 1972b), Rosji (Półwysep Kola: góry Chibiny; Jessen, 1991), Gruzji (Adżaria; pojedyncze stanowisko na górze Tbeti; Ivanenko & Tzvelev, 2004). W zielniku moskiewskim znajduje się pojedynczy egzemplarz z Laplandii, znad jeziora Imandra, ze szczytu góry Kisłoj, *lg*. S. Grigoriew, 1921 r. (Ivanenko & Tzvelev, 2004). Ostatnio znaleziono stanowisko na Syberii (Ałtaj; Ivanenko, inf. ustna). Jedno stanowisko w Ameryce Pn., w stanie Maine (Wilce, 1965; Ryc. 2.28). Zasięg pionowy: gatunek górski, więk-

szość stanowisk w reglach, sięga po piętro alpejskie, w Alpach dochodzi do wys. 2400 m n.p.m. (Dostál, 1984b).

Rozmieszczenie w Polsce: jeden z najrzadziej notowanych lykopodiofitów w naszej florze, występuje na nielicznych stanowiskach w Karkonoszach i Karpatach Zach. W Karkonoszach podawane były dawniej trzy stanowiska: Śnieżne Kotły, Wielki Szyszak i Kocioł Łomniczki, lecz dwa ostatnie stanowiska według materiałów zielnikowych KRAM odnoszą się do *D.* ×*oellgaardii*. Po 1995 r. stwierdzono dwa nowe stanowiska na zarastającym, dawnym pasie granicznym i dawnym wyrobisku na Równi pod Śnieżką (wys. ponad 1200 m n.p.m.), dwa stanowiska w subalpejskich bliźniczyskach i traworoślach w Czarnym Kotle Jagniątkowskim (ok. 1300–1350 m n.p.m.) oraz jedno w otoczeniu torfowisk stokowych k. Pielgrzymów (ok. 1200 m n.p.m.; Krukowski, 2008). Ostatnio obserwowany w pasie granicznym na Równi pod Śnieżką, ok. 1400 m n.p.m. w piętrze subalpejskim (zweryfikowany przez W. Szypułę). W Karpatach Zach. notowane były stanowiska w Beskidzie Żywieckim (na Babiej Górze i w rejonie Glinki, na stokach Butrówki), Orawie (Podszkle Bukowina, u źródeł potoku wpadającego do Podszklanki, na skałach piaskowcowych, 850 m n.p.m., *lg*. R. Kobendza, WA 0000003482), w Tatrach (dwa stanowiska obecnie niepotwierdzone): Toporowa Cyrla (*lg*. Miczyński 1915 r., okazy w KRA) i poniżej Toporowego Stawu Niżnego (1950 r., okazy w KRA), to ostatnie stanowisko pomimo intensywnych poszukiwań H. Piękoś-Mirkowej i Z. Mirka nie zostało odnalezione; na Wzniesieniu Spisko-Gubałowskim i w Gorcach (kilka stanowisk). Obecnie pewne jest tylko jedno nowe stanowisko na Babiej Górze (Pacyna *et al.*, 2012; Tlałka, 2010), monitorowane od 2012 r. Pomimo intensywnych poszukiwań w latach 2011 i 2012 nie udało się odnaleźć podawanych wcześniej stanowisk na Babiej Górze (*lg*. Wołoszczak 1895; *lg*. Pawłowski 1925, okazy w KRAM) ze względu na brak dokładnej lokalizacji, a podawanych stanowisk w pobliżu przełęczy Brona nie odnaleziono (Ryc. 2.29). Zasięg pionowy: regiel górny i piętro subalpejskie, w Karkonoszach do ok. 1400 m n.p.m., na Babiej Górze ok. 1450 m n.p.m. (Tlałka, 2010), w Tatrach poniżej 1089 m n.p.m. (Toporowy Staw Niżni).

Substancje zapasowe i metabolity wtórne: takson badany sporadycznie, wymaga uwagi. Prawdopodobnie materiałem zapasowym jest skrobia (Hegnauer, 1962, 1986). Podobnie jak u obu form rodzicielskich, w sporofitach potwierdzono likopodynę (Ma & Gang, 2004).

Katetegoria zagrożenia i czynniki zagrażające: krytycznie zagrożony, Cr (Tabela 5); główną przyczyną zagrożenia wydaje się być naturalna sukcesja roślinności, prowadząca do zarastania bliźniczysk przez las świerkowy lub kosodrzewinę (Piękoś-Mirkowa & Mirek, 2018). Regionalnie na czerwonych listach w kat. EN (S), CR (DSl, K), RE (GSl; Tabela 6).

Ochrona prawna: w Polsce gatunek chroniony od 1946 r., podobnie jak wszystkie widłaki w latach 1983–1995 podlegał ochronie częściowej, od 1995 r. pod ochroną ścisłą (Tabela 7). Siedliska, w których występuje, są chronione w systemie Natura 2000 jako 4060 – wysokogórskie borówczyska bażynowe, 6230 – górskie i niżowe murawy bliźniczkowe, 9410 – górskie bory świerkowe.

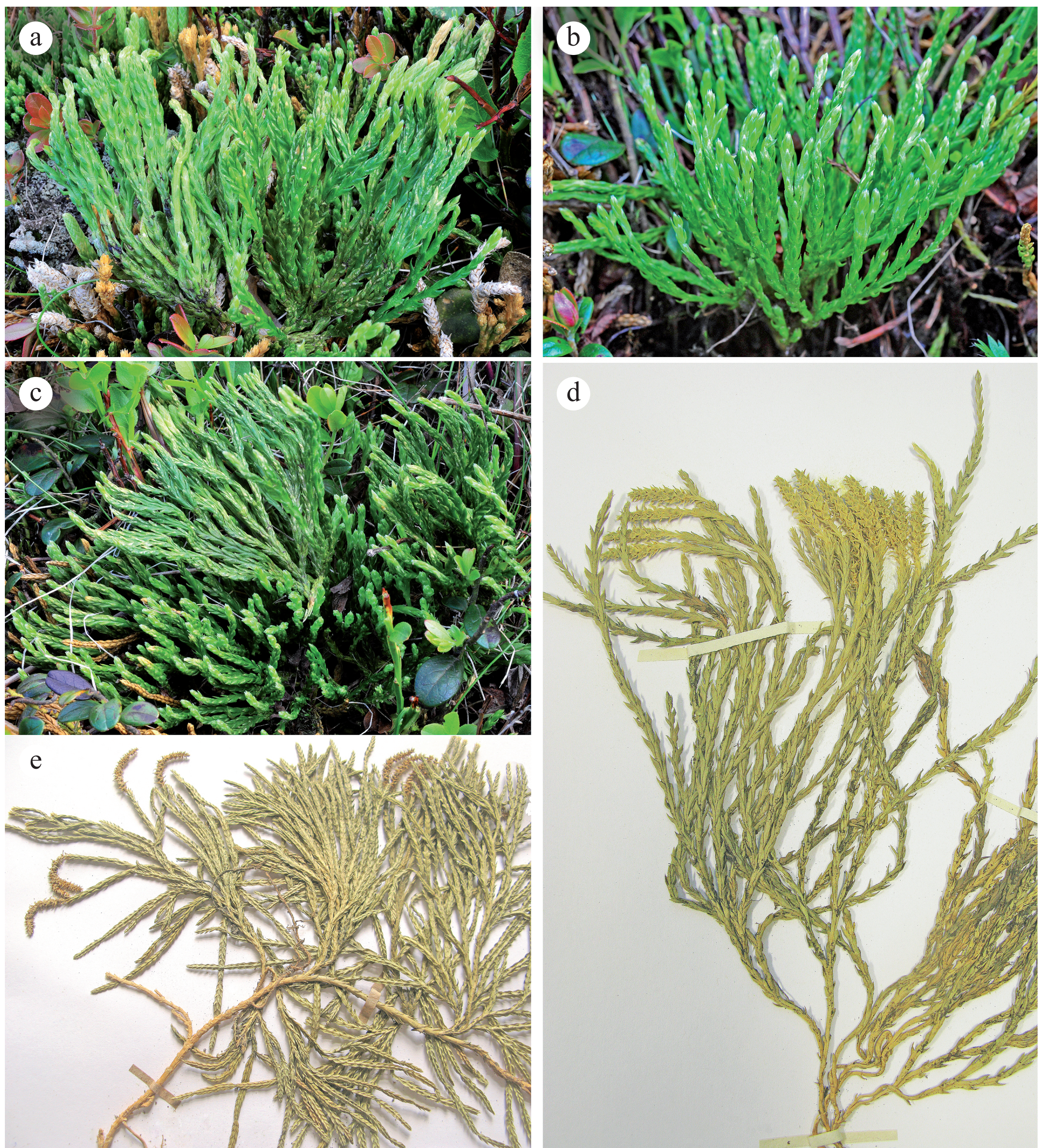
8. ***Diphasiastrum* ×*oellgaardii*** Stoor, Boudrie, Jérôme, Horn, Bennert – **Widlicz Øllgaarda**

Diphasiastrum oellgaardii Stoor, Boudrie, Jérôme, Horn, Bennert, Feddes Repert. 107: 152–153 (1996)

Typ: KH 93/031 (holotype: P; isotypes: B, M). **Synonimy:** *Lycopodium oellgaardii* (Stoor, Boudrie, Jérôme, K. Horn & Bennert) B. Bock, Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest 42: 275 (2011 publ. 2012).

Takson niewyróżniany przed 1996 r. Wielu autorów zauważało, że okazy oznaczane jako *D.* ×*issleri* wykazują cechy *D. complanatum* lub *D. tristachyum* (Kubát, 1974; Pacyna, 1972a; Procházká, 1965, 1966; Wraber, 1962a, 1962b). Na tej podstawie Holub (1975a, 1975b), Øllgaard (1985) i Wagner i wsp. (1985) wnioskowali, że istnieją dwa odrębne taksony mieszańcowe. Wilce (1965) analizowała okazy *D.* ×*issleri* z Europy, gdy nie było jeszcze znane *D.* ×*oellgaardii* (mieszaniec *D. alpinum* i *D. tristachyum*), dlatego najprawdopodobniej wskazała na *D. tristachyum* jako na drugą formę rodzicielską *D.* ×*issleri*. Jej wnioskowania o powstaniu mieszańca *D.* ×*issleri* (patrz opis *D.* ×*issleri*) można najprawdopodobniej odnieść także do

D. ×*oellgaardii*. Holub odnotował obecność dwóch form morfologicznych w materiale opisanym jako *D.* ×*issleri* i roślinom zbliżonym do *D. tristachyum* w notatkach nadał roboczą nazwę *D. pseudo-issleri*, jednak bez podania diagnozy i ze wskazaniem konieczności dalszych badań (Holub, 1975b). Okazy mieszańcowe z terenu Polski, wykazujące cechy *D. tristachyum*, Pacyna (1972a) zaliczyła do *D.* ×*issleri*, podkreślając jednak, że histogram sumy ocen badanych okazów pokazywał wyraźne załamanie w środkowej części, obecność dwóch grup okazów i większe podobieństwo taksonu do *D. tristachyum* niż do *D. complanatum.* Również wykres procentów cech niewykazujących różnic pomiędzy średnimi arytmetycznymi badanych taksonów wskazał na większe podobieństwo do *D. tristachyum* niż do *D. complanatum* i że morfologicznie jest to takson pośredni między *D. alpinum* i *D. tristachyum* (Pacyna, 1972a). Obecnie wiadomo, że w badanym materiale były oba mieszańce. Także Øllgaard podał ten takson z Danii jako *D. alpinum* × *D. tristachyum*, podkreślając, że wśród okazów Pacyny oznaczonych jako *D.* ×*issleri* były mieszańce *D. alpinum* z *D. complanatum* (*D.* ×*issleri*) i z *D. tristachyum*



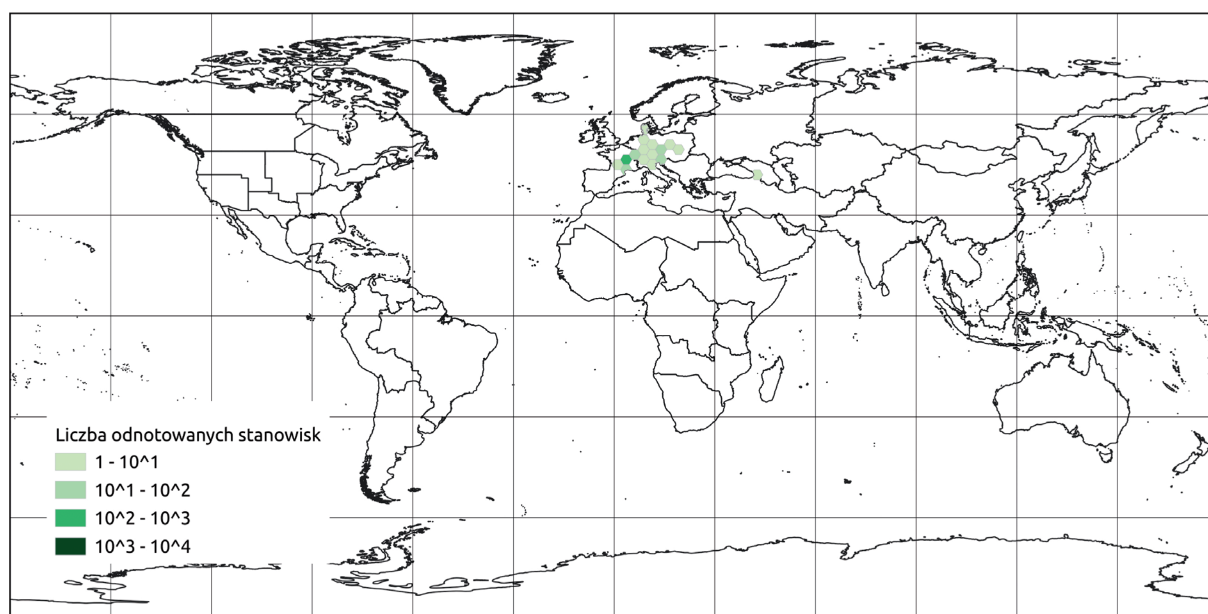
Ryc. 2.30. *Diphasiastrum* ×*oellgaardii* Stoor, Boudrie, Jérôme, Horn & Bennert: a–c – pokrój pędów ortotropowych, d–e – okazy zielnikowe KRA, d – pędy ortotropowe z widocznymi kłosami, e – pęd plagiotropowy z systemem odgałęzień ortotropowych, widok od strony dolnej. Autorzy zdjęć: a–c – Wojciech Szypuła, d–e – Anna Pacyna

(Øllgaard, 1985). Ostatecznie drugiemu mieszańcowi nadano nazwę *D.* ×*oellgaardii* (Stoor *et al.*, 1996), honorując wybitnego duńskiego botanika i taksonoma widłaków Benjamina Øllgaarda (ur. 1943).

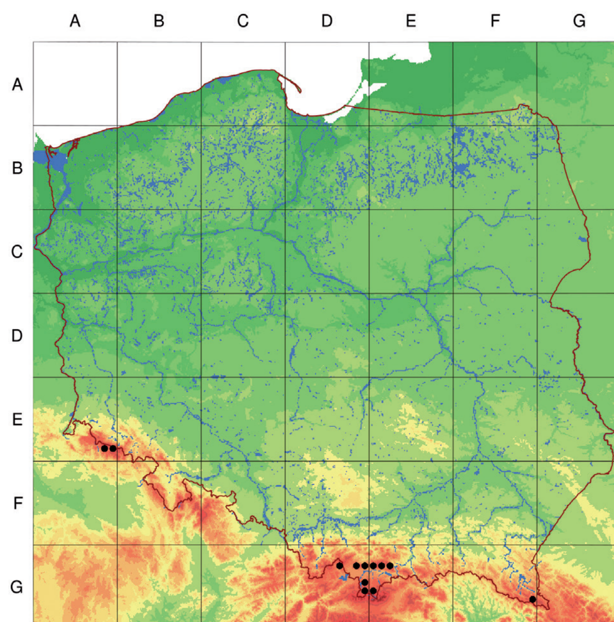
Sporofit (Ryc. 2.30) niebieskozielony (Stoor *et al.*, 1996), od spodniej strony nawet mocno siny. Pędy plagiotropowe 1,5–2 mm szer., płożą się przeważnie na powierzchni ziemi, rzadziej są podziemne, jak u *D. tristachyum*. Pędy wzniesione pojedyncze lub skupione, kilkukrotnie dichotomicznie rozgałęzione, ułożone luźniej niż u *D. alpinum*, spłaszczone grzbietobrzusznie, jak u *D. tristachyum* lub czasem prawie okrągłe, jak u *D. alpinum*, ich szer. pośrednia w stosunku do gatunków rodzicielskich (trochę węższe niż u *D. alpinum*, a szersze niż u *D. tristachyum*). Mikrofile dimorficzne, trofofile anizofilowe, boczne podobne do *D. alpinum*, z końcami zagiętymi na stronę brzuszną, czasem bez zagięcia szczytu trofofila. Trofofile brzuszne (2,5)–2,9–(3,2) mm dł., znacznie różnią się od *D. alpinum*, nie mają charakterystycznego zwężenia i zagięcia nasady mikrofila, są węższe, eliptycznolancetowate, lecz nie tak wąskotrójkątne, jak u *D. tristachyum,* osiągają ok. ⅓ szer. pędu i są równe lub dłuższe od międzywęźla, wtedy przykrywają nasadę sąsiadującego od góry trofofila. Trofofile grzbietowe eliptycznolancetowate, ± równe bocznym. Sporofile szerokotrójkątne, z długim stopniowo zwężającym się kończykiem, zebrane w kłosy zarodnionośne. Kłosy zarodnionośne ok. 1–2,5 cm dł., siedzące lub na szypułach do 3 cm dł., pojedynczo lub do trzech kłosów siedzących lub na szypule rozwidlonej w górnej części; możliwe również występowanie rozgałęziających się dichotomicznie kłosów. Zarodniki z trójdzielnym szwem i siateczkowatą powierzchnią, typowe dla rodzaju, często zniekształcone, o różnych morfologiach, abortywne (Øllgaard, 1985; Øllgaard & Tind, 1993); tylko ok. 10% zarodników dobrze wykształcona.

Biologia i ekologia: sporofit jest chamefitem. Takson siedlisk zimnych, świeżych do wilgotnych i okresowo wysychających, kwaśnych do słabokwaśnych, ubogich, słaby konkurencyjnie, eutrofizacja ma negatywny wpływ na jego żywotność. Liczby wskaźnikowe: L 4; T 2; H 3; R 2; Tr 2; S 0. Prawdopodobnie wrażliwy na zmiany siedliskowe, a przede wszystkim na zmianę warunków świetlnych, spowodowanych sukcesją i zarastaniem otwartych siedlisk. Rośnie na niestabilnych siedliskach jak pobocza dróg, trasy narciarskie lub ich obrzeża, luźne zarośla, wrzosowiska i murawy, głównie w piętrze subalpejskim (Bennert, 1999; Horn *et al.*, 1999; Procházká & Harčarik, 1999; Stoor *et al.*, 1996). Wymaga szczegółowych badań.

Zbiorowiska roślinne: dane niepełne; notowany w lukach wykształconych i zachowanych w różnym stopniu zbiorowiskach psiar (Cl. *Nardetea strictae*) i wrzosowisk (Cl. *Calluno-Ulicetea*).



Ryc. 2.31. Mapa rozmieszczenia *Diphasiastrum* ×*oellgaardii* Stoor, Boudrie, Jérôme, Horn & Bennert na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)



Ryc. 2.32. Mapa rozmieszczenia *Diphasiastrum ×oellgaardii* Stoor, Boudrie, Jérôme, Horn & Bennert w Polsce (Zając & Zając, 2019, zaktualizowane)

Zasięg geograficzny: takson podany z nielicznych stanowisk w Europie Zach. i Środkowej i jednego, poza zwartym zasięgiem, stanowiska w Azji (góra Murgul, 1900–2900 m n.p.m., prowincja Artvin, pn.-wsch. Turcja); w pobliżu występują oba gatunki rodzicielskie, mogło więc lokalnie dojść do hybrydyzacji (Horn *et al.*, 2019). Pierwsze stanowisko podane z Francji (Wogezy, Champ de Feu, Dépt. Bas. Rhin., *locus classicus*; Stoor *et al.*, 1996) oraz kilku innych wysoko położonych stanowisk (Prelli & Boudrie, 2001) w Masywie Centralnym (Horn *et al.*, 2019; Stoor *et al.*, 1996) i zach. części Alp (Horn *et al.*, 2019), we Włoszech na kilku stanowiskach w pn. części kraju: Valsesia w Piemoncie, pd. Tyrol i Trentino (Antonietti *et al.*, 2012; Bertolli & Prosser, 2014; Soster, 2001a, 2001b, 2002; Wilhalm *et al.*, 2005), w Austrii tylko na kilku stanowiskach w Alpach: Tyrol i Steiermark (Horn & Bennert, 2002; Horn & Tribsch, 2003), w Danii: Jutlandia (Øllgaard, 1985), podany jako mieszaniec *D. alpinum* × *D. tristachyum* (Øllgaard & Tind, 1993), w Niemczech: Brockengebiet Oberharz, Saksonia (Stoor *et al.*, 1996), Kellerwald i Odenwald, Hesja (Horn & Bennert, 2001; Horn *et al.*, 2007), Schwarzwald (Bennert, 1999), Las Bawarski (Diewald & Horn, 2001; Horn *et al.*, 1999, 2012;), w Czechach: Czeski Las, Rudawy, Karkonosze, Hruby, Jesenik (Procházká, 1997, 1998; Procházká & Harčarik, 1999; Ryc. 2.31). Takson górski, w Tyrolu podawany w zakresie wys. 530–2000 m n.p.m., wyjątkowo w Danii na wys. ok. 90 m n.p.m. (Horn & Bennert, 2002).

Rozmieszczenie w Polsce: takson niewyróżniany w czasie opracowania rodzaju *Diphasiastrum* w latach 1966–1969 (Pacyna, 1972a). Obecnie wiadomo, że *D. ×oellgaardii* jest w Polsce b. rzadki i występuje wyłącznie w górach. W niniejszym opracowaniu podano stanowiska ze zrewidowanych materiałów zielników krakowskich – KRA i KRAM: Karkonosze (Wielki Szyszak, Kocioł Łomniczki); Karpaty: Tatry (poniżej Kuźnic, stanowisko z 1881 r. jako *D. alpinum*, okazy w KRAM, *lg.* Pawłowski 1956; Wzniesienie Spisko-Gubałowskie, Gubałówka, Palenica); Beskidy Zach. (Mała Babia Góra, stanowisko z 1925 r. podane jako *D. alpinum,* okazy w KRAM, *lg*. Trela); ostatnio podane stanowisko z dokładną lokalizacją na pn. stoku Diablaka w pobliżu szlaku turystycznego przez Akademicką Perć, w kępach *Vaccinium myrtillus* (Tlałka 30.06.2020; potwierdzone kilka dni późnej przez W. Szypułę); Gorce (Skałka k. Rdzawki, wys. 860 m n.p.m., Turbacz przy drodze na Kowaniec, dolina Robowa k. Kowańca, dolina potoku Jamne, przełęcz Knurowska); Bieszczady Zach. (Wielka Rawka; Ryc. 2.32). Zasięg pionowy: maksymalnie 1660 m n.p.m. na Babiej Górze.

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: ponieważ dotąd nie był podawany z Polski, nie znalazł się na liście roślin zagrożonych oraz chronionych. Znajduje się na czerwonej liście Czech i Słowacji (Čeřovský *et al.*, 1999) i czerwonej liście Czech (Holub & Procházká, 2000). Główną przyczyną zagrożenia jest niewielka liczba stanowisk, zajmowanie niestabilnych siedlisk i wrażliwość na zmiany warunków siedliskowych.

Ochrona prawna: w latach 1946–2001 ochroną objęto wszystkich przedstawicieli rodziny Lycopodiaceae, bez wyszczególniania gatunków, w latach 1983–1995 ochroną częściową, od 1995 r. ochroną ścisłą. Od 2001 r. wprowadzono listę imienną i takson nie był na niej wymieniony, więc stracił ochronę prawną (Tabela 7). Większość stanowisk była odnotowana na terenie PN: Karkonoskiego, Tatrzańskiego, Babiogórskiego, Bieszczadzkiego. Takson słabo rozpoznawalny, lecz na pewno rzadki lub b. rzadki i z tego powodu powinien być chroniony. Siedliska, w których dotychczas go obserwowano, są chronione w systemie Natura 2000 jako 4060 – borealne i alpejskie wrzosowiska (dla Polski przetłumaczone jako wysokogórskie borówczyska bażynowe), 6230 – górskie i niżowe murawy bliźniczkowe.

4. Rodzaj *Spinulum* A. Haines – Kolcowidłak

Spinulum A. Haines, Fam. Huperziac. Lycopodiac. New England: 85 (2003)
gatunek typowy: *Lycopodium annotinum* L., Sp. Pl. 2: 1103 (1753)

Sporofity długo żyjące, zróżnicowane na pędy płożące i wzniesione; pędy wzniesione rozgałęziają się głównie u podstawy i kontynuują wzrost, tworząc gęste darnie z pionowo, równolegle ustawionymi pędami. Trofofile równowąskie, odstające, ostro zakończone. Sporofile szerokojajowate, zebrane w pojedyncze, siedzące kłosy zarodnionośne. Gametofity długo żyjące, podziemne, typu *clavatum*.

Przez długi czas gatunki wydzielane obecnie w rodzaju *Spinulum* A. Haines były zaliczane do rodzaju *Lycopodium* L. W 2003 r. A. Haines wyłączył dawne *Lycopodium annotinum* L. i dwa inne gatunki, niewystępujące w Europie (*Lycopodium canadense* Ness. i *Lycopodium subarcticum* V. Vassil.) w nowy rodzaj *Spinulum*.

Według Hainesa (Haines, 2003) gatunki sekcji *Annotina* (Rouy) Holub w obrębie rodzaju *Lycopodium* różnią się na tyle istotnie od pozostałych gatunków, że wydzielił je jako odrębny rodzaj, któremu nadał nazwę *Spinulum*. Jako cechy diagnostyczne rodzaju przyjął te wskazane dla sekcji *Annotina* przez Øllgaarda (Øllgaard, 1987). Sporofity rodzaju *Spinulum* mają pędy płożące i ortotropowe. Rozgałęzienie pędów ortotropowych ogranicza się głównie do podstawy pędu, ich oś (pozornie) główna jest zatem trudna do odróżnienia, w przeciwieństwie do rodzaju *Lycopodium*, u którego pędy wznoszące charakteryzują się wyraźną anizodichotomią i rozgałęziają się wielokrotnie na całej długości (poza szypułą). U *Spinulum* trofofile zakończone są drobnym, ale mocnym kończykiem, w przeciwieństwie do długiego, bezbarwnego włosa hialinowego lub błoniastego wierzchołka u *Lycopodium*. Kłosy zarodnionośne u *Spinulum* zawsze są siedzące, osadzone na wierzchołkach pędów ortotropowych, w przeciwieństwie do strobili wykształcanych u *Lycopodium*, które zwykle rozwijają się na wierzchołkach rozgałęzionych lub pojedynczych szypuł. Skulptura egzyny zarodników jest siatkowata, u *Spinulum* zredukowana i słabo widoczna na powierzchni proksymalnej, w przeciwieństwie do wyraźnie widocznej u *Lycopodium* (Wilce, 1972). Trofofile są ułożone w pseudookółki po 4 lub 5 (w porównaniu z 6–10 u *Lycopodium*); badania rozwojowe pokazały jednak, że u obu rodzajów występują zarówno prawdziwe okółki, jak i ulistnienie spiralne, a liczba elementów waha się od 3 do 7 u *Spinulum annotinum* i od 3 do 10 u *Lycopodium clavatum* (Gola, 1996; Gola *et al.*, 2007).

Uznanie rewizji rodzaju *Lycopodium* z wydzieleniem *Diphasiastrum* Holub (Holub 1975a; Wagner & Beitel, 1992) jest dodatkowym argumentem za wydzieleniem także *Spinulum,* bo uzasadnia spójny system taksonomiczny, w którym wszystkie odrębne morfologicznie grupy widłaków mają tę samą rangę.

Dane uzyskane z analizy markerów molekularnych, w zależności od typu zastosowanego markera i metody analizy, wykazują różny stopień pokrewieństwa między sekcjami (*Lycopodium* sec. *Lycopodium,* sec. *Annotina*, sec. *Complanata* Victorin) lub wyróżnianymi obecnie rodzajami (m.in. *Spinulum*) oraz różnie lokują te jednostki na drzewie filogenetycznym Lycopodiaceae (Herrera *et al.*, 2022; Wikström & Kenrick, 2001; Yatsentyuk *et al.*, 2001). Ostatnie badania (Chen *et al.*, 2022) wykazały, że rodzaj *Spinulum* i *Lycopodium* to dobrze wyodrębiające się siostrzane klady.

Jednym z ważnych argumentów za wydzieleniem *Spinulum* jest prawdopodobna bariera genetyczna, uniemożliwiająca hybrydyzację *Lycopodium* × *Spinulum*. O ile hybrydy występują wśród znanych taksonów *Spinulum* (obserwacje własne A. Haines, Ilka Kukkonen), to nie odnotowano dotychczas mieszańców między *Spinulum* a jakimkolwiek innym gatunkiem z rodzaju *Lycopodium* s.str. Ten pogląd podziela B. Øllgaard (inf. ustna). Podobieństwa między *Spinulum* i *Lycopodium*, tj. szerokojajowate sporofile, podstawowa liczba chromosomów x = 17 i podziemne gametofity, są symplezjomorfami (Wikström & Kenrick, 2001), nieupoważniającymi do łączenia tych dwóch grup taksonów (Haines, 2003).

W 2017 r. z Chin został opisany nowy gatunek *S. lioui* Li Bing Zhang & H. He (Chen *et al.*, 2017), którego odrębność została potwierdzona genetycznie (Chen *et al.*, 2022). Opisane było także *S. zonatum* (Ching) Mazumdar (Mazumdar, 2017), lecz obecnie jest ono traktowane jako synonim *S. annotinum* subsp. *alpestre* (Hartm.) Uotila (Hassler, 2023). Obecnie podważana jest także odrębność *S. canadense* ze względu na występowanie pełnego spektrum

form morfologicznych między tym gatunkiem i *S. annotinum* (Kurtto & Uotila, 2019; Meades & Brouillet, 2019). Wg Hasslera (2023) jest to także synonim *S. annotinum* subsp. *alpestre*.

Łacińska nazwa rodzajowa *Spinulum* nawiązuje do ostro zakończonych trofofili (Haines, 2003), z łac. *spina* = kolec, cierń; *spinula* = drobny kolec. Proponowana przez nas polska nazwa również odnosi się do tej cechy.

9. *Spinulum annotinum* (L.) A. Haines – Kolcowidłak jałowcowaty

Spinulum annotinum A. Haines, Fam. Huperziac. Lycopodiac. New England: 86 (2003)

Lektotyp: Jonsell & Jarvis in Nordic J. Bot. 14: 147 (1994): [icon] *Muscus terrestris repens, clavis singularibus, foliosis, erectis* in Plukenet, Phytographia: t. 205, f. 5. 1692; Almag. Bot.: 258. 1696. **Bazonim:** *Lycopodium annotinum* Linné, Sp. Pl. 2: 1103 (1753). **Synonimy:** *Lycopodium juniperifolium* Lam., Fl. Franc. 1: Meth. Anal. (33) (1779); *Lepidotis annotina* (L.) P. Beauv., Prodr. Aethéog. 107 (1805); *Lycopodium annotinum* var. *angustatum* Takeda, Bot. Mag. (Tokyo) 23(274): 214 (1909); *Lycopodium annotinum* var. *latifolium* Takeda, Bot. Mag. (Tokyo) 23(274): 215 (1909); *Lycopodium annotinum* var. *acrifolium* Fernald, Rhodora 17(198): 124 (1915); *Lycopodium annotinum* var. *tenuifolium* Nessel, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 36(12-15): 191, t. 176 (1934); *Lycopodium annotinum* f. *montanum* (Tuck.) Nessel, Bärlappgewächse 282 (1939); *Lycopodium annotinum* var. *subpungens* Macoun ex Nessel, Bärlappgewächse 284 (1939); *Lycopodium annotinum* f. *groenlandicum* Nessel, Revista Sudamer. Bot. 6: 168, tab. 15, fig. 75 (1940); *Lycopodium annotinum* f. *proliferum* Lepage, Naturaliste Can. 84: 37 (1957); *Lycopodium annotinum* f. *angustatum* (Takeda) Satou, Hikobia 12(3): 269 (1997).

Gatunek opisał Linneusz w 1753 r. jako *Lycopodium annotinum*. Ta nazwa przez długi czas była powszechnie stosowana. Uległa zmianie po wydzieleniu rodzaju *Spinulum* (Haines, 2003), z zachowaniem epitetu gatunkowego. Nazwa gatunkowa pochodzi od łac. *annotinus* = jednoroczny, coroczny, ale także zeszłoroczny, trwający od ubiegłego roku, zimotrwały (Rejewski, 1996). Nazwa polska nawiązuje do podobieństwa do pędów jałowca pospolitego (*Juniperus communis*).

Sporofit (Ryc. 2.33, 2.34) żywo- do ciemnozielonego. Pędy płożące naziemne lub częściowo ukryte w ściółce, długie do kilku metrów, o potencjalnie nieograniczonym wzroście (Callaghan, Headley *et al.*, 1986; Callaghan, Svensson & Headley, 1986; Svensson & Callaghan, 1988) rozgałęzione, tworzące liczne pędy wzniesione i rzadsze pędy płożące, zakorzeniające się w dość regularnych odstępach. Odchodzą od nich wzniesione pędy pozornie boczne, 1 do 3(5)× dichotomicznie rozgałęzione, (5)10–30 cm dł., z mikrofilami do 10–15 mm szer. Cała struktura ma charakter modułowy, może ulegać fragmentacji, a wtedy poszczególne odcinki kontynuują wzrost (rozmnażanie wegetatywne). Mikrofile dimorficzne. Trofofile ustawione skrętolegle lub okółkowo, 5–11 mm dł., 1–1,5 mm szer., wszystkie jednakowego kształtu, wydłużone, wąskie, stopniowo wyciągnięte w ostry kończyk, na brzegach z krótkimi, skośnie ustawionymi, wąskimi ząbkami, czasem całobrzegie. Na pędach płożących mikrofile luźno ustawione, w górę zakrzywione, na pędach wzniesionych odstające. Na pędzie wyraźne zaznaczone przyrosty roczne dzięki różnicom w wielkości i ustawieniu trofofili: krótsze i przylegające do pędu trofofile chronią merystem wierzchołkowy w okresie spoczynku. Sporofile 3 mm dł. i 3 mm szer., 3× dłuższe od zarodni, u podstawy sercowate, trójkątnojajowate do wydłużonojajowatych, z białym, błoniastym, poszarpanym lub ząbkowanym obrzeżeniem, stopniowo przechodzące w kończyk odgięty na zewnątrz, początkowo żółtawozielone, później jasnobrunatne. Kłosy zarodnionośne pojedyncze, siedzące, cylindryczne, ku górze nieco zwężające się i zaostrzone na szczycie, 2–3(4) cm dł. i 3–4(5) mm szer., zamierające i odpadające po dojrzeniu zarodników. Zarodnie nerkowate, otwierające się na górnej (doosiowej) krawędzi. Zarodniki w zarysie trójkątnokoliste, (33,0)35,5–39,0(46,0) µm, z trójdzielnym szwem na biegunie proksymalnym, promień szwu (14,0)–18,0–(21,0) µm. Skulptura powierzchni siatkowata po stronie dystalnej, oczka siatki duże, w postaci nieregularnych wieloboków (Stachurska *et al.*, 1970; Wilce, 1972); na biegunie proksymalnym zredukowane i słabiej widoczne (Wilce, 1972). Zarodniki b. liczne, dojrzewają VII–VIII. **Gametofit** podziemny, długo żyjący, mykoheterotroficzny, początkowo maczugowaty, potem dyskowaty (Bruchmann, 1898), dojrzały z bruzdą nadającą siodlasty kształt (Eames, 1942).

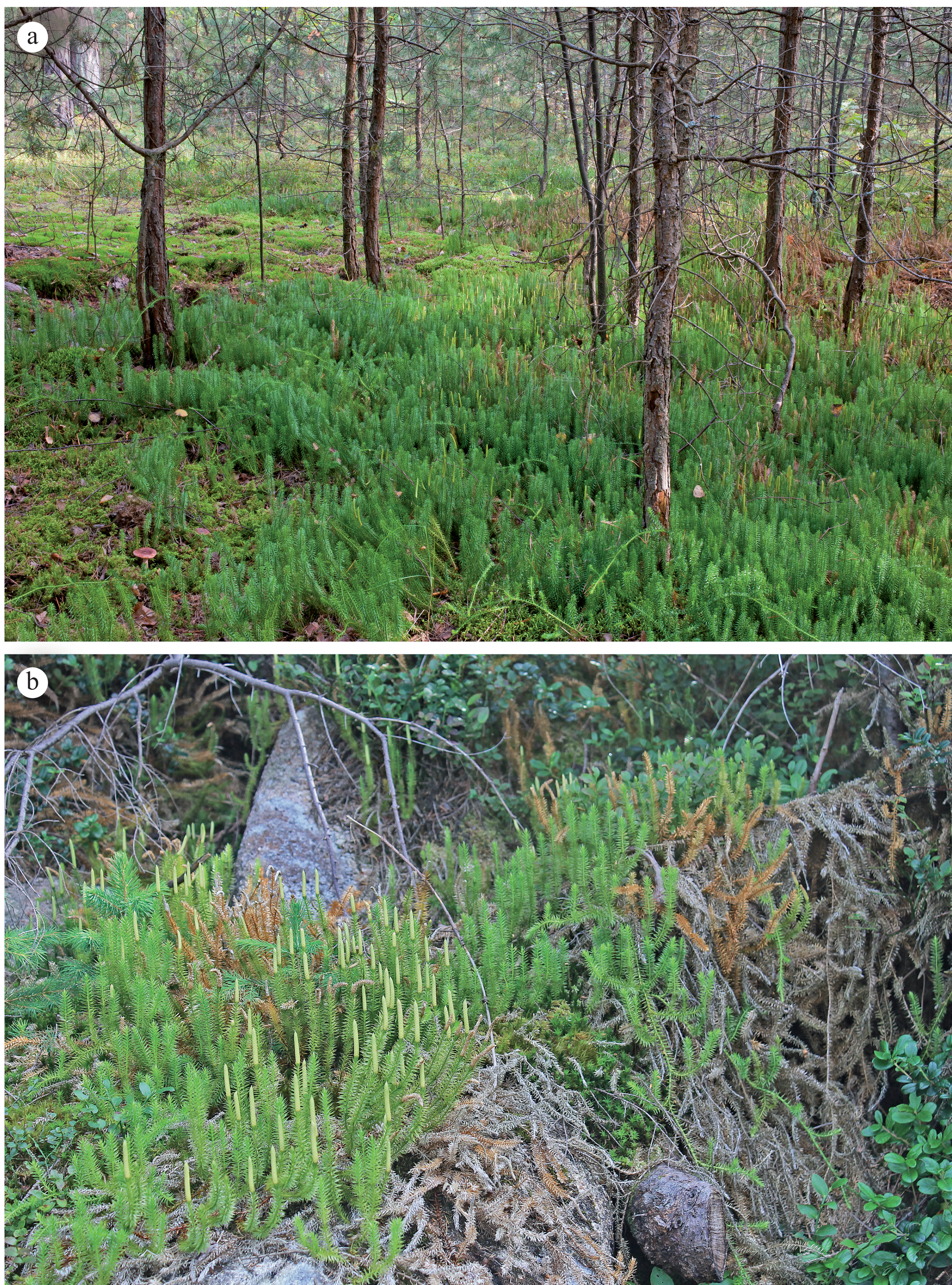


Ryc. 2.33. *Spinulum annotinum* (L.) A. Haines: a – płat w runie leśnym, b–c – pokrój, d – pędy ortotropowe z dojrzałymi kłosami, e – rewertowany kłos zarodnionośny (wskazany strzałką), obok zamierający kłos zarodnionośny. Autorzy zdjęć: a–c – Wojciech Szypuła; d, e – Edyta Gola

Rodnie i plemnie wykształcają się po 12–15 latach. Jako grzyb endofityczny podawany był rodzaj *Pythium* (Oomycota, Chromista; Bruchmann, 1898), jednak współczesne badania wskazują obecność wyłącznie grzybów z grup Glomeromycota i Mucoromycota (Rimington *et al.*, 2020).

Liczba chromosomowa: diploid, 2n = 68 (Rice *et al.*, 2015; Sorsa, 1963b); ok. 58 (Ehrenberg, 1945); ok. 50 (Dunlop, 1949); n = 34 (Dostál, 1984b; Manton, 1950; Sorsa, 1958).

Zmienność wewnątrzgatunkowa: w obrębie gatunku wyróżnia się szeroko rozpowszechniony podgatunek typowy subsp. *annotinum* oraz ograniczony do strefy subarktycznej lub subborealnej subsp. *alpestre* notowany w tundrze Europy, Azji i Ameryki Pn., wyróżniający się bardziej zwartym pokrojem, mniejszymi rozmiarami i krótszymi kłosami zarodnionośnymi (Aiken *et al.*, 2007; Kurtto & Uotila, 2019). W Europie Środkowej występuje typowy subsp.



Ryc. 2.34. *Spinulum annotinum* (L.) A. Haines: a – kolcowidłak dominujący w runi leśnej, b – zamierający płat w borze górnoreglowym. Autorzy zdjęć: a – Wojciech Szypuła, b – Edyta Gola (2022 r.)

annotinum, mało zmienny morfologicznie, z kilkoma formami, które są traktowane jako ekomorfozy. Hassler (2023) podaje dziewięć niższych jednostek (f., var.), synonimizowanych obecnie z podgatunkiem typowym.

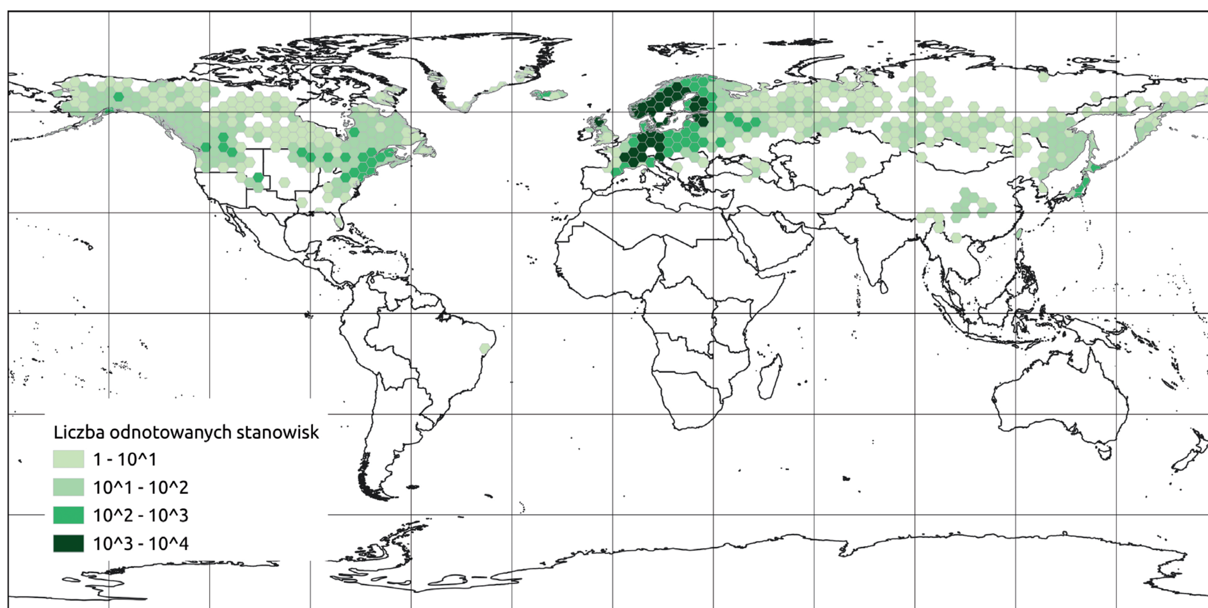
Mieszańce: dotychczas niepodawane. Wcześniej opisywane krzyżowanie pomiędzy *S. annotinum* i *S. canadense* jest hybrydyzacją na poziomie podgatunków (typowy × subsp. *alpestre*).

Biologia i ekologia: sporofit długo żyjący chamefit, niektóre okazy szacowane nawet na 250 lat (Oinonen, 1968), roczny wzrost pędu płożącego wynosi ok. 20 cm, liczba segmentów (pędów ortotropowych) na pędzie i jego długość są zależne od wieku. Pędy plagiotropowe młodych sporofitów (10–15 lat) przyrastają ok. 1,5–2,5 cm/rok, nieco starsze (15–20 lat) ok. 10–15 cm/rok, dojrzałe przyrastają 20–25 cm/rok, silnie się rozgałęziają i zaczynają wytwarzać strobile na pędach ortotropowych. Łączna długość pędów plagiotropowych dojrzałego osobnika może przekraczać 40 km (Plotnikov, 1977b). Ulegający fragmentacji i rozrastający się sporofit z czasem tworzy płaty o znacznej powierzchni, obserwowano płaty 1,8 ha o pokryciu 60–90%, a jednocześnie bardzo mało zmienne genetycznie – cała duża obszarowo populacja może składać się z jednego lub kilku genetów; wiek sporofitów często odpowiada wiekowi drzewostanu, duże płaty występują w starych lasach (Wittig *et al.*, 2007). Zarodniki są wytwarzane w dużych ilościach, pojedynczy kłos produkuje do 4×10^5 spor, w płacie na 100 cm^2 może być wytwarzanych $1{,}88 \times 10^6$ zarodników, lecz ich żywotność wynosi tylko ok. 4% (Callaghan, Headley *et al.*, 1986). Zarodniki mają długi okres spoczynku, kiełkują po 6–7 latach; znane są przypadki zarodnikowania zimowego, podawane z obszaru zach. Bawarii (Sonnberger, 1995), Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej (Sonnberger *et al.*, 2008) i Wału Trzebnickiego (E. Gola, obserwacje własne). Stwierdzono także przypadki rewertowania kłosów zarodnionośnych (Milde, 1858; Gola *et al.*, 2015). Gametofit podziemny, długo rozwijający się. Do kiełkowania zarodników i rozwoju gametofitów konieczna jest odsłonięta gleba (brak wojłoku); przedrośla pojawiają się na siedliskach zaburzonych, nie były obserwowane w obrębie istniejących płatów sporofitów (Wittig *et al.*, 2007). Najczęściej pojawiają się na pożarzyskach, w lukach po drzewach, miejscach zabiegów gospodarczych na małą skalę i podlegających erozji (Dodds, 2022). Gametofity są obupłciowe, głównie jednak zachodzi zapłodnienie krzyżowe, samozapłodnienie jest bardzo rzadkie. Zapłodnieniu krzyżowemu sprzyja masowe występowanie gametofitów na miejscach zaburzonych (Soltis & Soltis, 1988a; Wittig *et al.*, 2007). Przejście całego cyklu życiowego od zarodnika do zarodnika może trwać ok. 35–40 lat (Plotnikov, 1977b). Gatunek nie toleruje pełnego nasłonecznienia, zanika po wycięciu drzewostanu (Česonienė *et al.*, 2018), w prześwietlonych drzewostanach spada wytwarzanie kłosów zarodnionośnych (Śliwińska-Wyrzychowska & Bogdanowicz, 2012).

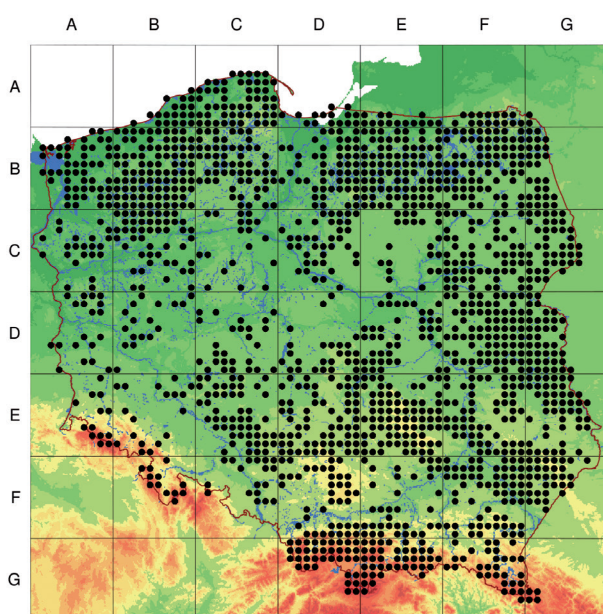
Gatunek siedlisk zacienionych lub półcienistych, umiarkowanych do zimnych, acidofilny, unika podłoża wapiennego, preferuje miejsca mszyste, podłoża świeże do wilgotnych, organiczne, często na glebach torfowych, ale też piaszczystych i kamienistych z udziałem materiału organicznego (torfu lub próchnicy). Liczby wskaźnikowe: L 2, T 2–3, H 3–5, R 1–3, Tr 2, S 0. Może tworzyć łany na obrzeżu torfowisk i w lasach lub borach bagiennych, rzadziej występuje w buczynach, pojawia się na świeżych lub wilgotnych wrzosowiskach, w górach obecny w rozwijających się na rumoszu skalnym borach świerkowych i zaroślach kosodrzewiny.

Zbiorowiska roślinne: występuje głównie w wilgotnych borach świerkowych, sosnowych i lasach mieszanych (Cl. *Vaccinio-Piceetea*). Na niżu często występuje w brzezinie bagiennej *Vaccinio uliginosi-Betuletum pubescentis* Libbert 1933 (All. *Vaccinio uliginosi-Pinion sylvestris*, Cl. *Vaccinio-Piceetea*), która osiąga w Polsce wsch. kres zasięgu i ogranicza się do pn.-wsch. części kraju (Pojezierza i Pobrzeża Południowobałtyckie; Matuszkiewicz, 2017), sporadycznie notowany w kwaśnej buczynie niżowej (All. *Luzulo-Fagetum*, Cl. *Carpino-Fagetea sylvaticae*). Na terenach wyżynnych i podgórskich rośnie w kwaśnej buczynie górskiej (All. *Luzulo-Fagetum*, Cl. *Carpino-Fagetea sylvaticae*), wyżynnym borze jodłowym i mieszanym oraz w kontynentalnych borach mieszanych (Cl. *Vaccinio-Piceetea*). W górach częsty w górnoreglowych świerczynach (All. *Piceion excelsae*, Cl. *Vaccinio-Piceetea*), w zaroślach kosodrzewiny (Cl. *Roso pendulinae-Pinetea mugo*).

Zasięg geograficzny: gatunek dotychczas uważany za holarktyczny, cyrkumpolarny, występuje głównie na obszarach z klimatem umiarkowanym do chłodnego, rzadko w klimacie ciepłym, a w strefie umiarkowanie ciepłej głównie w górach. Pn. i środkowa Europa, część pn. i zach. Ameryki Pn., pn.-zach. Azja, syberyjska część Rosji w rejonie Bajkału, Butan, pn.-wsch. Indie, Korea, dość liczne stanowiska w Chinach i na Tajwanie (Zhang & Iwatsuki, 2013). Chen i in. wykazali, że azjatyckie okazy *S. annotinum* powinny być klasyfikowane jako odrębny gatunek, *S. lioui* (Chen *et al.*, 2022), co oznacza konieczność rewizji azjatyckiego zasięgu *S. annotinum.* W Europie *S. annotinum* sięga po Pireneje, pn. Włochy, Chorwację i pd. Karpaty



Ryc. 2.35. Mapa rozmieszczenia *Spinulum annotinum* (L.) A. Haines na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)



Ryc. 2.36. Mapa rozmieszczenia *Spinulum annotinum* (L.) A. Haines w Polsce (Zając & Zając, 2001, uzupełnione i zaktualizowane)

(Valentine, 1964; Ryc. 2.35). W Alpach do wys. 2830 m n.p.m. (Dostál, 1984b).

Rozmieszczenie w Polsce: na całym obszarze, rzadszy na niżu niż w górach. Liczne stanowiska w pn. i wsch. niżowej części kraju i w Karpatach (Beskidy, Tatry, Bieszczady). Nieco rzadsze stanowiska na wyżynach w środkowej części kraju. Rzadkie, rozproszone stanowiska w centralnej i pd.-zach. części kraju, częściej w najwyższych pasmach Sudetów (Masyw Śnieżnika; Szeląg, 2000; Karkonosze; Ryc. 2.36). Zasięg pionowy: od niżu aż po piętro kosodrzewiny (częsty w Karpatach; rzadszy w Sudetach); w Sudetach maksimum ok. 1200 m n.p.m., w Tatrach do 1650 m n.p.m.; w Bieszczadach Zachodnich 700–1300 m n.p.m. (Zemanek & Winnicki, 1999).

Substancje zapasowe i metabolity wtórne: najlepiej poznaną grupą związków u tego gatunku są alkaloidy (około 0,15–1,5% w zielu) o budowie charakterystycznej dla Lycopodiaceae (Achmatowicz & Rodewald, 1955a; Bertho & Stoll, 1952; Manske & Marion, 1943; Muszyński, 1934; Orechoff, 1934). Najwięcej poznanych alkaloidów *S. annotinum* należy do grupy likopodyny. Kilka z nich: acetyloakryfolina, acetylofolina, *α*-lofolina, annotyna, likofolina, annotynolid F i likoannotyny A–F oraz lannotynidyny H-J nie były notowane w innych gatunkach rodzimych widłaków (Ishiuchi *et al*., 2009; Ma & Gang, 2004; Tang *et al.,* 2017). Oprócz tego stwierdzono akryfolinę, akryfolinol, annotyninę, annofolinę, annopodynę, likopodynę oraz z grupy likodyny: likodolinę, *α*- i *β*-obskurynę oraz likoannotyny G i H (Ma & Gang, 2004; Tang *et al*., 2017). Z grupy fawcettyminy potwierdzono jedynie fawcettyminę, acetylofawcettyminę oraz likoannotynę I (Tang *et al*., 2017). Potwierdzono też obecność związków polifenolowych, triterpenów, węglowodanów i lipidów (Hegnauer, 1962, 1986).

Zastosowania: podobne jak *Lycopodium clavatum*. Dawniej uznawano, że oba gatunki mają podobne własności i tak samo je wykorzystywano. Ziela używano jako środka wymiotnego u ludzi i w chorobach zwierząt (owce). Dawniej zarodniki (likopodium) używano jako zasypka dla niemowląt i na rany oraz do otaczania pigułek z lekami. Ze względu na łatwopalność zarodniki były używane do efektów pirotechnicznych, m.in. w teatrze. Używane były również do czyszczenia kominów (wypalania sadzy) oraz do wysypywania form odlewniczych. Na Wileńszczyźnie *S. annotinum* nazywano (razem z *L. clavatum*) *pasem św. Wawrzyńca* i stosowano u małych dzieci w postaci opasek lub wianuszków, wkładano go też do kołysek niemowląt jako talizman przeciw czarom i urokom (Muszyński, 1946a). Jako roślina zimozielona razem z innymi gatunkami widłaków była symbolem zmartwychwstania i używana do strojenia kościołów na Wielkanoc (Ryc. 2.14). Odwar z ziela *S. annotinum* stosowano w Kaukazie (Abchazja) do przemywania pojemników używanych do przechowywania mleka, co miało ułatwić oddzielanie się śmietany (Muszyński, 1946a).

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: na czerwonej liście od 2016 r. w kat. NT, wcześniej nie był uznawany za zagrożony (Tabela 5). Na listach regionalnych Wp, DSl, S, Kr (VU) oraz OSl (NT), GSI (LC; Tabela 6). Zagrożony zwłaszcza na niżu z powodu gospodarczego użytkowania lasów oraz zmian siedliskowych i klimatycznych, skutkujących zasychaniem całych płatów, a także ze względu na pozyskiwanie dla celów leczniczych i dekoracyjnych.

Ochrona prawna: w Polsce chroniony od 1946 r., w latach 1983–1995 podlegał ochronie częściowej, 1995–2014 pod ochroną ścisłą, od 2014 r. pod ochroną częściową. Do 1995 r. dopuszczony był zbiór kłosów (Tabela 7). Duże populacje niżowe są chronione m.in. w Białowieskim PN, populacje górskie w Karkonoskim, Tarzańskim, Babiogórskim PN. Siedliska, w których występuje, są chronione w systemie Natura 2000 jako 9110 – kwaśne buczyny, 9170 – grąd środkowoeuropejski i subkontynentalny, 9190 – kwaśne dąbrowy, 91D0 – bory i lasy bagienne, 91P0 – jodłowy bór świętokrzyski, 9410 – górskie bory świerkowe, 4070 – zarośla kosodrzewiny.

5. Rodzaj *Lycopodium* L. – Widłak

Lycopodium L., Sp. Pl. 2: 1100 (1753)

gatunek typowy: *Lycopodium clavatum* L., Sp. Pl.: 1100 (1753)

Utworzony przez Linneusza w 1753 r. rodzaj *Lycopodium* był bardzo szeroką, polifiletyczną i sztuczną jednostką (Tabela 1). Już wkrótce wydzielono z niego dwa rodzaje: *Selaginella* (Palisot de Beauvois, 1804) oraz *Psilotum* (Schwartz, 1806), które odnoszą się do rodzajów lokowanych obecnie poza rodziną Lycopodiaceae. W obrębie rodziny Lycopodiaceae w wyniku podejmowanych badań czyniono próby dalszego podziału rodzaju *Lycopodium* na bardziej jednolite grupy. Po wydzieleniu i przeniesieniu gatunków do innych rodzajów *Lycopodium* obecnie obejmuje 15 gatunków (PPG I, 2016).

Sporofity *Lycopodium* tworzą 1 m i dłuższe, płożące się po ziemi i zakorzeniające pędy plagiotropowe. Od nich odchodzą krótkie pędy wznoszące się (ortotropowe), ulistnione skrętolegle lub okółkowo. Mikrofile są dimorficzne, trofofile płaskie, lancetowate, przygięte lub odstające od pędu, sporofile szerokolancetowate do szerokojajowatych, z błoniastym, ząbkowanym brzegiem. Kłosy zarodnionośne osadzone na szypułach. Zarodnie okrągławonerkowate, otwierające się na szczycie. Zarodniki z wyraźnie siateczkowatym urzeźbieniem, kiełkują po 2–3 (Eames, 1942), a nawet 6–7 latach (Bruchmann, 1910). Gametofit podziemny, długo żyjący, mykoheterotroficzny. Młode przedrośle jest niewielkich rozmiarów i ma kształt odwróconego stożka. W miarę wzrostu przedrośle staje się szerokostożkowate i wydłużone, z najszerszą górną częścią. Jest ona ± uwypuklona, z nieregularnie pofałdowanym brzegiem. Dorosłe przedrośle zbudowane jest z kilku warstw komórek. Boki stożka tworzą: warstwa okrywająca z ryzoidami, warstwa korowa w części wewnętrznej zasiedlona przez grzyby endofityczne i zmikoryzowana warstwa palisadowa. Wnętrze stożka wypełnia parenchyma (region centralny) o wyraźnie większych komórkach, pełniąca funkcję spichrzową. Górna część przedrośla jest uwypuklona i na tej powierzchni po 12–15 latach rozwijają się organy generatywne, w części środkowej plemnie, a na obrzeżu rodnie

(Ryc. 1.6; Bruchmann, 1898). Wg Bruchmanna (1898) i Langa (1899) grzybami endofitycznymi były komórczaki z rodziny Perenosporaceae (Oomycota, Chromista), jednak współczesne badania to wykluczyły (Schmid & Oberwinkler, 1993). Obserwacje z użyciem mikroskopu elektronowego wskazują na duże podobieństwo endofitów *L. clavatum* do grzybów tworzących mikoryzy pęcherzykowo-arbuskularne (VAM, *vesicular arbuscular mycorrhiza*), takich jak *Glomus tenuis* (Glomeromycota) – obecnie klasyfikowany jako *Planticonsortium tenue* (Greenall) C. Walker & D. Redecker (Mucoromycota) (Walker *et al*., 2018) – ale wyróżniających się obecnością strzępek przypominających sieci Hartiga i brakiem arbuskuł (Schmid & Oberwinkler, 1993). Dalsze badania pokazały, że gametofity i sporofity widłaków tworzą mikoryzy arbuskularne (AM) z wyspecjalizowaną grupą grzybów Glomeromycota (rodzaj *Glomus* grupa A), izolowanych także ze sporofitów *L. clavatum* (Winther & Friedman, 2008); w przypadku sporofitów jest to symbioza, a w przypadku gametofitów mykoheterotrofia.

Podstawą do wyróżnienia rodzajów może być także jakościowy skład metabolitów. Według Markhama i Moore (Markham & Moore, 1980) budowa glikozydów flawonoidowych gatunków rodzaju *Lycopodium* jest istotna z taksonomicznego punktu widzenia. Prawdopodobnie także kwas chlorogenowy i kawowy są charakterystyczne dla rodzaju *Lycopodium* i nie występują w pozostałych rodzajach.

Nazwa *Lycopodium* została utworzona przez Tabernemontanusa. Jest to złożenie grec. *lýkos* = wilk i *pódion* = nóżka; prawdopodobnie jest to tłumaczenie nazwy ludowej *wilcza stopa* (Rejewski, 1996). Pierwotnie nadana dla *L. clavatum*, nawiązuje do pokroju gęsto rozgałęzionych i ulistnionych pędów, przypominających stopę wilka (Chmielińska, 1938; Waniakowa, 2012).

W Europie i Polsce występują dwa gatunki, *L. clavatum* i *L. lagopus* (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.

Klucz do oznaczania gatunków

1. Kłosy na szypule zwykle dłuższej niż 7 cm i dłuższej od kłosa, zwykle po dwa, rzadko 1–3(5), każdy na własnej krótkiej szypułce; mikrofile 4–6 mm dł., odstające lub słabo przygięte do pędu; pędy ortotropowe rozgałęzione 3–6×, skośne lub wznoszące się ....**10. *L. clavatum*** L. – **W. goździsty**

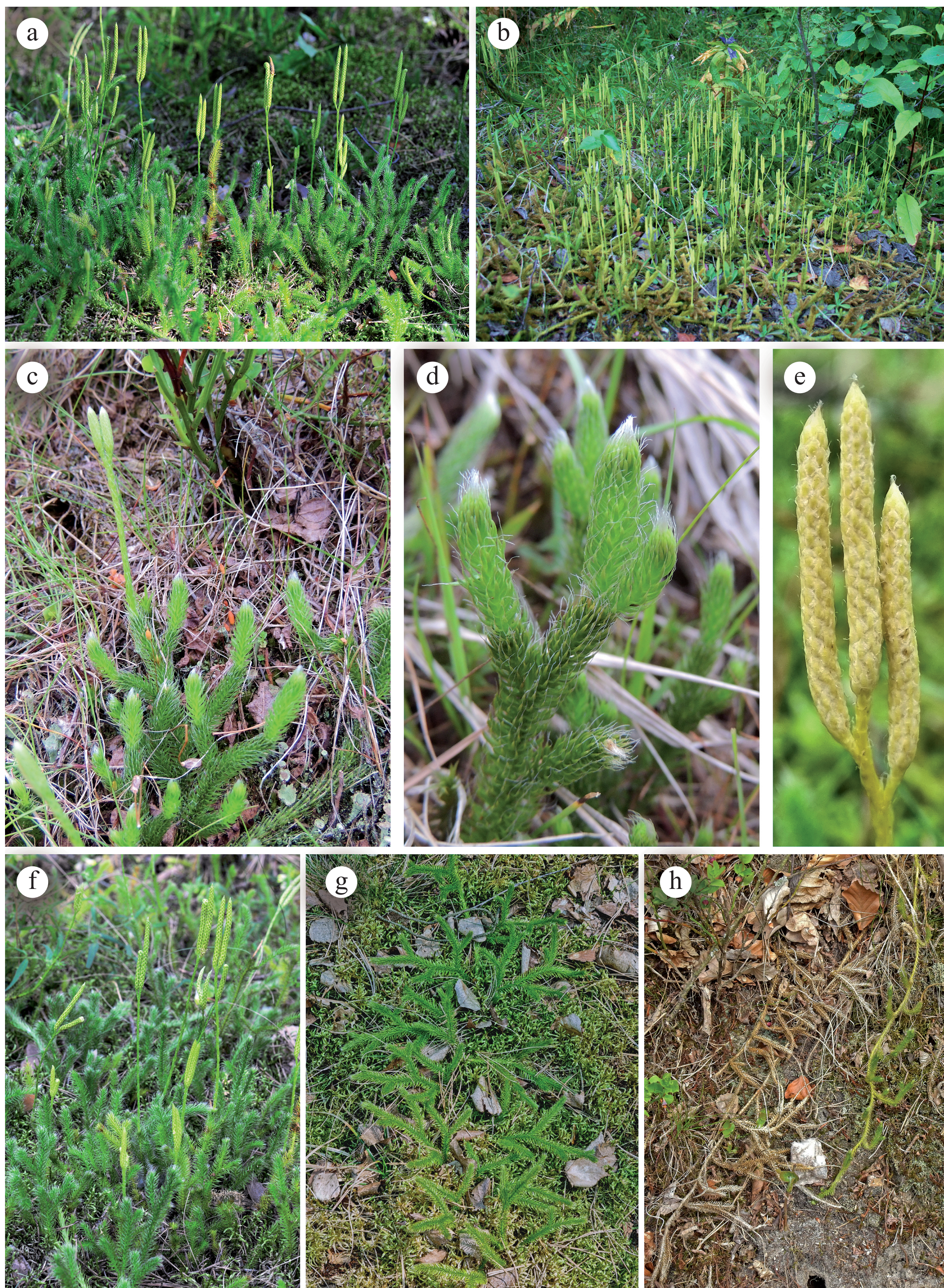
1.* Kłos zwykle jeden, siedzący lub na krótkiej szypule 0,35–7(12,5) cm dł., krótszej od kłosa, zbliżonej dł. lub nieznacznie od niego dłuższej, rzadko dwa kłosy, wówczas siedzące (bez własnych szypułek); mikrofile 3–5 mm dł., przygięte do pędu do odstających; pędy ortotropowe rozgałęzione 2–3(4)×, wyprostowane ....**11. *L. lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen. – **W. jednokłosowy**

10. *Lycopodium clavatum* L. – Widłak goździsty

Lycopodium clavatum Linné, Sp. Pl. 2: 1101 (1753)

Lektotyp: Herb. Burser XX: 49 (UPS), Jonsell & Jarvis in Jarvis & al. (ed.), Regnum Veg. 127: 63 (1993). **Synonimy:** *Lycopodium officinale* Neck., Meth. Musc. 150 (1771); *Lycopodium trichiatum* Bory, Voy. Iles Afrique 1: 350 (1804); *Lepidotis clavata* (L.) P. Beauv., Prodr. Aethéog. 108 (1805); *Lepidotis ciliata* P. Beauv., Prodr. Aethéogam. 108 (1805); *Lycopodium ciliatum* (P. Beauv.) Sw., Syn. Fil. 179 (1805); *Lycopodium vulgare* Dill., Hist. Musc. reimpr. 471 (1811); *Lycopodium serpens* C. Presl, Rel. Haenk. 1(1): 81 (1825); *Lycopodium trichophyes* Spreng., Syst. Veg. 4(1): 13 (1827); *Lycopodium preslii* Grev. & Hook., Bot. Misc. 2: 377 (1831); *Urostachys plutonis* Herter, Index Lyc. 75 (1949).

Lycopodium clavatum opisał Linneusz w 1753 r. Jest to nazwa historyczna, znana i stosowana do dziś. Nazwa gatunkowa pochodzi od łac. *clava* = maczuga, *clavus* = gwóźdź, ćwiek, *clavatus* = maczugowaty, w kształcie ćwieka i nawiązuje do kształtu kłosów zarodnionośnych (Rejewski, 1996). Polska nazwa gatunkowa pochodzi od staropolskiego *goźdz* = gwóźdź (Słownik polszczyzny XVI wieku; https://spxvi.edu.pl/indeks/haslo/53558). Liczne polskie nazwy ludowe nawiązywały albo do zastosowań gatunku (*babimór*, *morzybab*, *kołtun*), albo do jego wyglądu (*kotczy ogon*, *stonóg*, *czołga*, *warkocznik*, *włóczęga*), nosił także nazwy *nicpoń, dzierżęga*, *dzieruszka*,



Ryc. 2.37. *Lycopodium clavatum* L.: a–b – pokrój roślin, widoczne kłosy zarodnionośne, c – fragment pędu z młodym kłosem zarodnionośnym, d – powiększenie pędu ortotropowego, wyraźne włosy hialinowe na trofofilach, e – nietypowo rozgałęziona szypuła kłosu zarodnionośnego, f – darń *L. clavatum*, g – anizodichotomiczne rozgałęzienia pędów, h – zamierające pędy *L. clavatum*. Autorzy zdjęć: a, e, f, g – Wojciech J. Szypuła; b – Zbigniew Celka, c, d, h – Ewa Szczęśniak

dzieraza, *swarzybaba*, *pas św. Jana* i inne (Chmielińska, 1938; Kujawska *et al.*, 2016; Rostafiński, 1893).

Sporofit (Ryc. 2.37) jest rośliną jasno- lub żywozieloną. Gęsto ulistnione pędy zróżnicowane na płożące i wzniesione, rozgałęziają się anizodichotomicznie. Pędy płożące do 4 m dł., czołgające się przeważnie po powierzchni gleby, zakorzeniające co ok. 10 cm i rozgałęziające na wierzchołku. Ze względu na znaczny wzrost wydłużeniowy, w starszych częściach

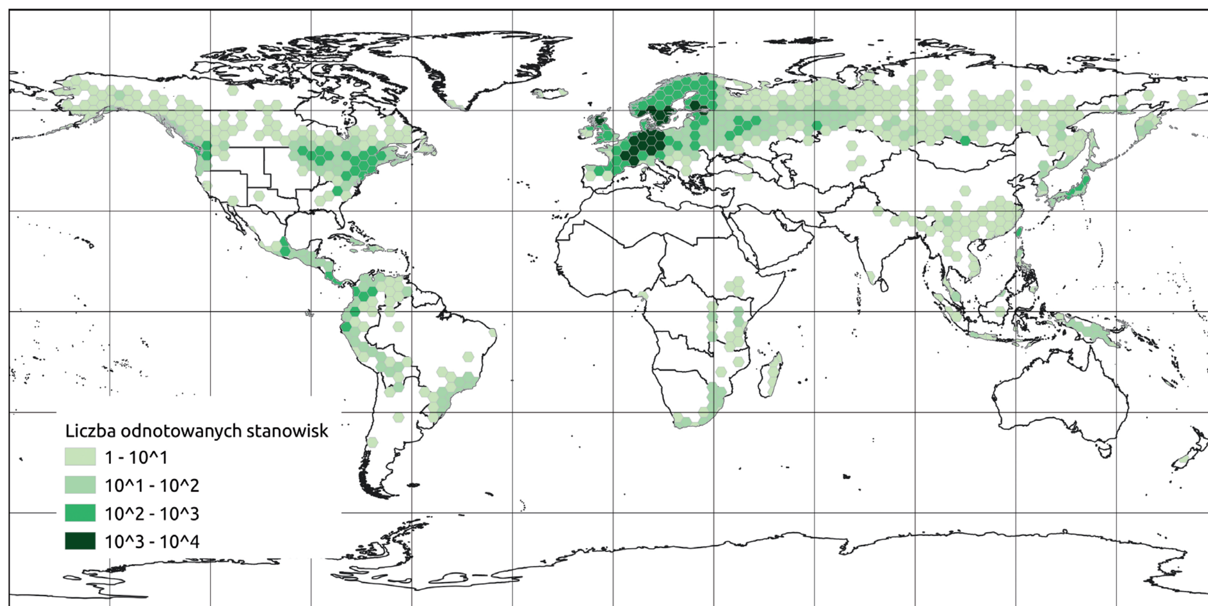
pędów rozgałęzienia są wyraźnie odległe. Pędy ortotropowe 5–15(30) cm wys. tworzą system rozgałęzień dichotomicznych, z zaznaczonymi rocznymi przyrostami. Mikrofile dimorficzne, trofofile spiralnie lub okółkowo ustawione (Gola, 1996), lancetowate, 3–4 mm dł., 1 mm szer., letnie dłuższe, jesienne i wiosenne krótsze, wszystkie niewyraźnie ząbkowane, na szczycie wyciągnięte w biały, hialinowy włos, 2–3 mm dł., na starszych mikrofilach wyraźnie brunatniejący i kruchy, na okazach zielnikowych często zrudziały lub ułamany; na pędach płożących przylegające lub nieco odstające, zakrzywione w górę, na pędach wzniesionych wyprostowane, słabo łukowato zakrzywione w górę. Sporofile jajowatotrójkątne, sercowate u podstawy, 3,5 mm dł., 1,5–2 mm szer., na brzegu krótko ząbkowane, często białoobrzeżone, przechodzące na szczycie w krótki kończyk z 2–3 mm dł. hialinowym włosem, młode zielone, dojrzałe jasnożółte, 2× dłuższe od zarodni, zachodzące dachówkowato, ułożone spiralnie lub okółkowo. Kłosy zarodnionośne na wyraźnej, długiej szypule, równej lub zwykle dłuższej od gęsto ulistnionej części pędu wzniesionego, zwykle 1× dichotomicznie rozgałęzionej na dwie krótkie szypułki, każda z pojedynczym kłosem, rzadziej kłosy po 3–5 na kilkukrotnie dichotomicznie rozgałęzionej szypule (wówczas dwa szczytowe kłosy mogą być siedzące) lub pojedynczo na nierozgałęzionej szypule. Szypuły z rzadka skrętolegle ulistnione, dłuższe od kłosów, trofofile na szypułach wąskie, drobne, z delikatnie ząbkowanymi brzegami, czasem nieco podobne do zredukowanych sporofili, wtedy przejrzyste (jak celofan), okrągławe, z grubszym czarnym brzegiem. Kłosy zarodnionośne 30–60 mm dł. i 3–4 mm szer., walcowate, odpadają razem z szypułami po dojrzeniu zarodników. Zarodnie okrągławonerkowate, dojrzałe jasnożółte. Zarodniki w zarysie trójkątnokoliste, w położeniu biegunowym (25,5)–33,0–(36,0) µm, z trójdzielnym szwem o promieniu (12,0)–17,0–(19,0) µm na biegunie proksymalnym, dojrzewają VI–VIII(IX). Skulptura egzyny siatkowata, o niewielkich, regularnie wielobocznych oczkach (Stachurska *et al.*, 1970). **Gametofit** typu *clavatum*.

Liczba chromosomów: diploid 2n = 68 (Dostál, 1984b; Sorsa, 1961; Valentine, 1964; Wagner, 1992; Kanada – Löve, 1976); 2n = ok. 66 (Szwecja – Ehrenberg, 1945); znane także triploidy 2n = 3x = 102 (Takamiya & Tanaka, 1982) i tetraploidy 2n = 4x = 136 (Takamiya, 1989); n = 34 (Dostál, 1984b; Manton, 1950; Mehra & Verma, 1957; Øllgaard, 1987; Sorsa, 1958; Walker, 1966). Stwierdzono również n = 14 (Baranov, 1925) i n = 22 (Rolleri, 1982).

Zmienność wewnątrzgatunkowa: gatunek o dużej zmienności morfologicznej, nieprzekładającej się na zróżnicowanie taksonomiczne. Hassler (2023) podaje niemal 80 niższych taksonów w obrębie *L. clavatum* s.l., z których część wydzielana jest obecnie jako odrębne rodzaje lub gatunki, np. *L. clavatum* var. *natalense* Nessel = *Austrolycopodium aberdaricum* (Chiov.) Holub; *L. clavatum* f. *nana* Albov = *Austrolycopodium alboffii* (Rolleri) Holub; *L. clavatum* var. *lagopus* Laest. ex C. Hartm. = *L. lagopus* (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen. W obrębie *L. clavatum* s.str. aktualnie wyróżnia się dwa podgatunki: szeroko rozprzestrzeniony typowy i środkowo-południowoamerykański subsp. *contiguum* (Klotzsch) B. Øllg. (Hassler, 2023; POWO, 2023). Dla podgatunku typowego Hassler (2023) podaje 25 niższych jednostek (subsp., var., f.), obecnie z nim synonimizowanych.

Biologia i ekologia: sporofit to długo żyjący chamefit, o klonalnym wzroście, pojedyncze osobniki mogą tworzyć płaty o powierzchni wielu metrów kwadratowych; roczny przyrost pędów płożących wynosi średnio ok. 9(±4) cm (Kaufmann, 2018), stare osobniki zamierają w części środkowej i powstają tzw. czarcie kręgi (por. opis *Diphasiastrum complanatum*). Gatunek światłolubny, toleruje półcień, rośnie na siedliskach świeżych do okresowo suchych, ubogich, kwaśnych do słabo kwaśnych, bezwapiennych, na podłożu organicznym po piaszczyste lub kamieniste. Liczby wskaźnikowe: L 3–4, T 2–4, H 2–3, R 2, Tr 2–3, S 0. Występuje na wrzosowiskach, miejscach trawiastych, na obrzeżach lub w lukach w drzewostanie, przydrożach, rzadziej w świetlistych lasach i luźnych borach. Gametofit rozwija się przez kilkanaście lat, pełny cykl życiowy może trwać 25 lat i dłużej.

Zbiorowiska roślinne: na niżu był składnikiem acidofilnych borów sosnowych (All. *Dicrano-Pinion*, Cl. *Vaccinio-Piceetea*), borówczysk, wrzosowisk (O. *Vaccinio myrtilli-Genistetalia pilosae*) i zarośli jałowców (O. *Vaccinio-Juniperetalia communis*, Cl. *Calluno-Ulicetea*). Matuszkiewicz (2017) uznaje go za gatunek charakterystyczny ubogich łąk bliźniczkowych (obecnie Cl. *Nardetea strictae*). Notowany w lukach i na obrzeżach kwaśnych buczyn górskich (All. *Luzulo-Fagion sylvaticae*, Cl. *Carpino-Fagetea sylvaticae*), mieszanych lasów dębowo-sosnowych i kwaśnych dąbrów (Cl. *Quercetea robori-petraeae*), dolnoreglowych borów jodłowo-

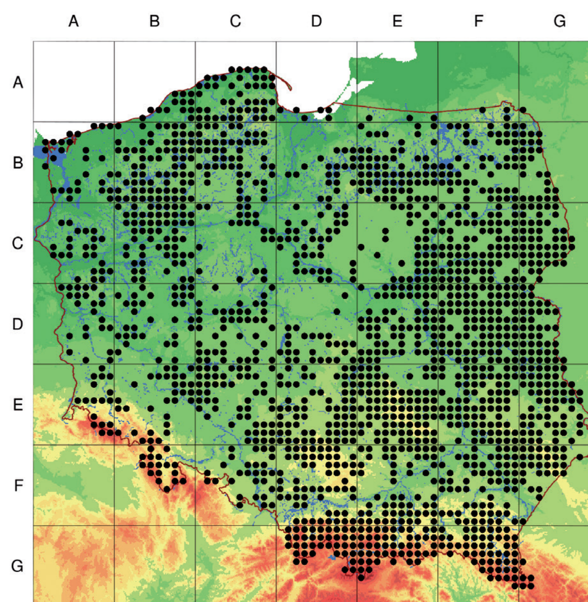


Ryc. 2.38. Mapa rozmieszczenia *Lycopodium clavatum* L. na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)

-świerkowych (Cl. *Vaccinio-Piceetea*). Znacznie rzadziej spotykany w grądach (All. *Carpinion betuli*, Cl. *Carpino-Fagetea sylvaticae*) oraz w świetlistej dąbrowie *Potentillo albae-Quercetum* Libbert 1933 (Cl. *Quercetea pubescentis*) (Piękoś-Mirkowa & Mirek, 2003). W górach częsty w psiarach (Cl. *Nardetea strictae*), w Beskidach notowany w *Hieracio* (*vulgati*)-*Nardetum* Kornaś 1955 n. n. em. Balcerkiewicz 1984. Występuje także na obrzeżach górnoreglowych świerczyn, głównie przy ich dolnej granicy zasięgu (All. *Piceion excelsae*, O. *Piceetalia excelsae,* Cl. *Vaccinio-Piceetea*).

Zasięg geograficzny: gatunek o b. szerokim rozprzestrzenieniu, obecny na półkuli pn. i pd., częsty w strefie umiarkowanej i chłodnej, rzadki w strefie ciepłej i umiarkowanie ciepłej po tropikalną (występuje w górach), brak tylko w Australii i na Antarktydzie. Notowany w zach. części Azji (z wyjątkiem obszarów stepowych), a także na rozproszonych stanowiskach w rejonie jeziora Bajkał (Malyshev & Peshkova, 1979), na rosyjskim Dalekim Wschodzie po Kamczatkę, w Chinach (w prowincjach Heilongiang, Liaoning, Nei Mongol) oraz w Japonii i Korei (Zhang & Iwatsuki, 2013), Indonezji, Wietnamie, sporadycznie w Indiach. W Ameryce Pn. od Alaski przez Amerykę Środkową po Pd., po centralną Argentynę i Urugwaj (Arana & Øllgaard, 2012; González *et al.*, 2016; Wagner & Beitel, 1992). Podawany z Afryki, z części tropikalnej i pd. (Prowincja Przylądkowa; Roux, 2009). Obecny w całej Europie z wyjątkiem regionu śródziemnomorskiego, na pd. sięga po środkową Hiszpanię, pn. Włochy, Rumunię i Kaukaz (Ryc. 2.38). Po wydzieleniu *L. lagopus* pn. granica zasięgu wymaga weryfikacji.

Rozmieszczenie w Polsce: na początku XX w. występował na całym obszarze poza terenami rolniczymi (silnie odlesionymi); częsty, szczególnie na wsch. i pd.-wsch. kraju oraz na Środkowym Pomorzu. Na Dolnym Śląsku był tak częsty, że nie podawano konkretnych stanowisk (Schube,



Ryc. 2.39. Mapa rozmieszczenia *Lycopodium clavatum* L. w Polsce (Zając & Zając, 2001, uzupełnione i zaktualizowane)

1903). Pod koniec XX w. stosunkowo częsty na niżu, poza Dolnym Śląskiem, gdzie większość stanowisk niżowych zanikła. Częsty w pasie wyżyn pd. i w Karpatach, w Bieszczadach bardzo częsty (Zemanek & Winnicki, 1999). W Sudetach głównie w Karkonoszach i Górach Izerskich, w innych pasmach rzadszy; w Masywie Śnieżnika rzadki i często płonny (Szeląg, 2000), wyjątkiem są duże populacje występujące na bocznych trasach zjazdowych Czarnej Góry (dane niepublikowane, K. Świerkosz & K. Reczyńska, 2023; Ryc. 2.39). Zasięg pionowy: częsty na niżu i w górach po piętro kosodrzewiny; w Sudetach sięgał do 1300 m n.p.m. (Szrenica; Šourek, 1969), w Tatrach po 1700 m n.p.m. (Pawłowski, 1956).

Substancje zapasowe i metabolity wtórne: najlepiej poznaną grupą związków charakterystycznych dla *L. clavatum* są alkaloidy (Hegnauer, 1962, 1986; Ma & Gang, 2004). Z grupy likopodyny potwierdzono: acetylodihydrolikopodynę, acetylofawcettynę, klawoloninę (8*β*-hydroksylikopodyna), fawcettynę, flabelliforminę (4*α*-hydroksylikopodyna), likoklawinę, likodolinę i likopodynę. Z grupy likodyny zidentyfikowano jedynie Des-*N*-*α*-obskurynę, likodynę i *α*-obskurynę. Z grupy fawcettyminy potwierdzono fawcettyminę i likofleksynę. W ostatniej grupie alkaloidów, o różnorodnej budowie, u *L. clavatum* stwierdzono *Nα*-metylo-*Nβ*-acetyloflegmarynę, związek dotąd nie znaleziony u innych gatunków.

W sporofitach *L. clavatum* występują związki polifenolowe, triterpeny, węglowodany i lipidy (Hegnauer, 1962, 1986). Ponadto wykryto fenolokwasy: kwas azelainowy, ferulowy, wanilinowy, kawowy, syryngowy, a po hydrolizie sole kwasu *p*-kumarowego (Achmatowicz & Werner-Zamojska, 1958; Hegnauer, 1962, 1986). Kwas *p*-hydrobenzoesowy, *p*-kumarowy i ferulowy występują oprócz *L. clavatum* także u prawie wszystkich przebadanych gatunków rodzaju.

Zastosowania: widłak goździsty od wieków jest stosowany w lecznictwie ludowym Europy, Ameryki i Azji. Jednak pisarze starożytni (Teofrast, Arystoteles, Dioskorides, Pliniusz, Galen) nie wspominają *L. clavatum* i innych widłaków (Muszyński, 1946a, 1946b), prawdopodobnie ze względu na rzadkość ich występowania w basenie Morza Śródziemnego. W starożytności, średniowieczu, aż do czasów Linneusza, widłaki zaliczane były do mchów. Botanicy i medycy końca średniowiecza piszą o *L. clavatum* pod nazwą *Muscus terrestris* (mech ziemny), *Muscus clavatus* (mech maczugowaty) lub *Pes lupi* (wilcza stopa), używają też pierwszy raz nazwy *Lycopodium*. Szymon Syreniusz (Syreński, 1613) podaje dla tego gatunku nazwy *pas Świętego Jana*, *babimór*, *Muscus terrestris, Muscus clavatus, Pes leonis* (lwia stopa). Zaleca on odwar z ziela widłaka z winem (*po kieliszku*) przeciwko kamieniom nerkowym, a przy podagrze robić okłady z *rozparzonego*, zmacerowanego ziela. Syreniusz wspomina również o ludowym zastosowaniu, które jeszcze w latach 20. i 30. XX w. spotykano na Wileńszczyźnie. Widłak goździsty nazywany tu *pasem św. Wawrzyńca* był zalecany jako środek *od zaczarowania* dla dzieci w postaci opasek lub podkładek pod niemowlęta.

Od 1664 r. zarodniki były zamieszczane w farmakopeach jako środek leczniczy, stosowany jako nieszkodliwa zasypka dla niemowląt, puder do ran i przesypka do pigułek (Muszyński, 1946a). Jundziłł (1791) nazywa *L. clavatum Widłak Babimór* i zaleca surowiec *W lekarstwach ma mokrz (mocz) pędzić y biegunkę zastawiać*. Kluk (1808) pisze, że zielem *L. clavatum* ...*winiarze poprawiają wina, które się psować zaczynają*. Powtarza też wcześniejsze zastosowanie ziela w kołtunie, kamieniach moczowych i bezmoczu. Gerald-Wyżycki (1845) opisując *L. clavatum* pod nazwą *Widłak Babimur* wspomina o jego właściwościach leczniczych *we wszelkich stopniach zatrzymania uryny, czyli stagnurii, pochodzącej od nagromadzenia w drogach urynowych żwiru lub materji.* Zaleca go *Jako środek moczopędny, w osłabieniu pęcherza i nietrzymaniu moczu*. Nazwy ludowe *Widłak Babimur*, *Babimór*, *morzybab* wskazują stosowanie gatunku jako surowca o działaniu abortywnym, powodującego silne zatrucia, mogące prowadzić do śmierci kobiet. W zagranicznym piśmiennictwie farmakognostycznym wymieniane są podobne zastosowania widłaka goździstego w Polsce. Lémery (1733) w rozdziale o *Lycopodium*, *Muscus terrestris clavatus, Muscus clavatus* wymienił zastosowanie surowca w kruszeniu kamieni nerkowych, pobudzaniu wydzielania moczu i przeciwwzdęciowo. Według niego używało się tego ziela przeciw chorobie włosów zwanej *plica* (kołtun), bardzo w Polsce i Szwecji rozpowszechnionej. Także Kosteletzky (1831) wspominał o zastosowaniu *L. clavatum* pod nazwą *Herba musci clavati* w kołtunie na obszarze dawnej Polski.

W dawnej medycynie ludowej zarodniki *L. clavatum* należały do często stosowanych surowców do sporządzania leków zalecanych w chorobach wątroby, pęcherzyka żółciowego, układu

moczowo-płciowego (Muszyński, 1946a, 1946b; Szypuła & Pietrosiuk, 2021b). Chmielińska (1938) podawała, że dawniej w medycynie oficjalnej *L. clavatum* był stosowany prawie wyłącznie w postaci zarodników, natomiast w lecznictwie ludowym także w postaci naparów, odwarów stosowanych w chorobach reumatycznych, artretycznych, różnego rodzaju chorobach dróg moczowych, układu pokarmowego, na egzemę i inne schorzenia skóry. Podkreślała także ludowe zastosowanie przy zapobieganiu tworzenia się kołtuna. Duże zapotrzebowanie na zarodniki (*likopodium*) miał przemysł, m.in. okrętowy (stosowane jako warstwa izolacyjna nieprzepuszczająca wody), kosmetyczny, farmaceutyczny, metalurgiczny (do wysypywania form przy wytopie surówki) i pirotechniczny (produkcja ogni sztucznych; Chmielińska, 1938). Na Podhalu ziele było zbierane przez zielarzy ludowych na handel, stosowane w obrzędach religijnych i magicznych (*Czaruje wszystkie glisty i robaczki*). Rośliny używano do wyrobu maści na wszystkie schorzenia skórne. Obok pozostałych gatunków widłaków występujących na Podhalu jest to też częsty motyw zdobniczy wykorzystywany np. w snycerce, malarstwie na szkle itp. (Kustosz, 2018). Według wierzeń ludowych zawieszenie widłaka babimora w święto Bożego Ciała pod powałą izby chroniło przed siłami nieczystymi oraz przed marami nocnymi. We wsch. Polsce i na Ukrainie wierzono, że wprowadza kłótnie i niezgodę domową: *przez czystą nienawiść wrzucają jedni drugim gałązkę widłaku w kąt izby dla wywołania niezgody*, stąd nosił nazwę *swarzybaba*. Być może nawiązywało to do rozbicia jedności (rozwidlenia pędów) na dwie części (Kujawska *et al.*, 2016).

Ziele widłaka goździstego używane było niegdyś w lecznictwie ludowym Kaukazu w postaci odwarów jako lek moczopędny, przeczyszczający oraz ułatwiający miesiączkowanie. Zarodniki polecano przy infekcjach, chorobach płuc i biegunkach u bydła. Suszone ziele podawano koniom przy zaparciach (Muszyński, 1946b). Według Dragendorffa (Dragendorff, 1898) w Niemczech od poł. XVII w. ziele i zarodniki używano jako leki moczopędne. Hegi (1906) podawał także, że w medycynie ludowej Austrii i Szwajcarii ziele było stosowane jako lek przeciwskurczowy i w zaburzeniach oddawania moczu pod nazwą *Krankraut* lub *Krampfhraut* (w dolnej Austrii pod nazwą *Harnkraud*).

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: na polskiej czerwonej liście od 2016 r. w kat. NT (bliski zagrożenia), wcześniej nie był uznawany za zagrożony (Tabela 5). Lokalnie uznany za zagrożony w następujących regionach: Kr, DSl i S (VU), OSl (NT), Wp i GSl (LC; Tabela 6). Już w 1938 r. zwracano uwagę na niszczenie roślin przez nieprawidłowy zbiór zarodników i w efekcie tego szybkie zanikanie populacji, zwłaszcza w okolicach większych miast. Jako przyczynę podawano rabunkową zbiórkę do celów leczniczych, wygrabianie ściółki leśnej i masowe wyrywanie roślin w okresie Wielkanocy do zdobienia kościołów: *corocznie jesteśmy świadkami, jak do stolicy nie tylko całe naręcza widłaka przynosi ludność wiejska na targi, lecz zjeżdżają wozy wypełnione tym zielem, na co miłośnik ochrony roślin patrzy bolesnym okiem* (Chmielińska, 1938). Ta sama autorka zwracała uwagę, aby kłosy ścinać przy nasadzie, pozostawiając część zarodników do *samowysiewu*. Zarodniki *L. clavatum* należały wówczas do najważniejszych surowców eksportowych Polski. Skala ich pozyskiwania była ogromna, z 10 kg kłosów uzyskiwano 1,7 kg zarodników, które pakowano w worki 5 lub 10 kg, a na eksport 50 kg. Cena 1 kg zarodników w latach 1937–1938 wynosiła od 7 do 12 zł. (Chmielińska, 1938); dla porównania bochenek chleba kosztował 30 gr. Zarodniki widłaków jako towar były na tyle cenne, że były fałszowane, m.in. mieloną kalafonią, gipsem, kredą, siarczanem baru, talkiem, siarką, pyłkiem sosny, leszczyny, olchy, pałki (*Typha* sp.), mieloną korą, dekstryną i skrobią (Cesarczyk-Twarogowa, 1955). Autorka podaje także metody wykrywania fałszerstwa. Obecnie głównym zagrożeniem gatunku jest gospodarka leśna (zaorywanie runa) oraz sukcesja siedlisk otwartych i półotwartych, ponadto w ostatnich latach obserwuje się zamieranie całych płatów, głównie w efekcie zmian siedliskowych (przedłużające się susze). W Polsce wsch. i pd.-wsch. widłaki nadal są zbierane do zdobienia kościołów. W Europie uznawany za niezagrożony.

Ochrona prawna: w Polsce chroniony od 1946 r., lecz dopuszczony był zbiór kłosów, w latach 1983–1995 podlegał ochronie częściowej, od 1995 r. zabroniony jest zbiór kłosów, w latach 1995–2014 był pod ochroną ścisłą, od 2014 r. pod ochroną częściową (Tabela 7). Siedliska, w których występuje, są chronione w systemie Natura 2000 jako 4030 – suche wrzosowiska, 4060 – borealne i alpejskie wrzosowiska, 6230 – górskie i niżowe murawy bliźniczkowe, 9110 – kwaśne buczyny, 9170 – grąd środkowoeuropejski i subkontynentalny, 9190 — kwaśne dąbrowy, 9410 – górskie bory świerkowe, 91I0 – ciepłolubne dąbrowy.

11. *Lycopodium lagopus* (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen. – Widłak jednokłosowy

Lycopodium lagopus (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.; Fl. Murmansk Obl. 1: 80 (1953)

Ewa Szczęśniak[1], Edyta M. Gola[2], Wojciech J. Szypuła[3]

[1]Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Botaniki
[2]Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Biologii Rozwoju Roślin
[3]Warszawski Uniwersytet Medyczny, Wydział Farmaceutyczny, Katedra i Zakład Biologii Farmaceutycznej

Bazonim: *Lycopodium clavatum* L. f. *lagopus* Laest. in C. Hartman, Handb. Skand. Fl., ed. 7: 313 (1838).
Synonimy: *Lycopodium integrifolium* Hook. ex Goldie, Edinburgh Philos. J. 6: 332 (1822); *Lycopodium clavatum* var. *monostachyum* Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6: 184 (1827) nom. inv.; *Lycopodium clavatum* var. *monostachyon* Hook. & Grev., Bot. Misc. 2: 375 (1831), nom. illeg.; *Lycopodium clavatum* var. *integrifolium* (Hook. ex Goldie) Spring, Flora 21: 174 (1838); *Lycopodium clavatum* var. *integerrimum* Spring, Nouv. Mém. Acad. Roy. Sci. Bruxelles 15: 90 (1842); *Lycopodium clavatum* var. *lagopus* Laest. ex C. Hartm. in C. J. Hartman, Handb. Skand. Fl., ed. 7: 313 (1858); *Lycopodium clavatum* var. *monostachyum* Schur, Oesterr. Bot. Z. 8(2): 64 (1858); *Lycopodium pseudoannotinum* Schur, Enum. pl. Transsilv. 826 (1866) (nom. inval.); *Lycopodium clavatum* var. *brevispicatum* Peck, Rep. (Annual) Regents Univ. State New York New York State Mus. 54: 162 (1901); *Lycopodium clavatum* f. *monostachyum* (Desv. ex Schur) Hegi, 66 (1906); *Lycopodium clavatum* var. *megastachyon* Fernald & Bissell, Rhodora 12(135): 53 (1910); *Lycopodium clavatum* f. *furcatum* Vict., Contr. Lab. Bot. Univ. Montréal 3: 25 (1925); *Lycopodium clavatum* subsp. *monostachyon* Selander, Acta Phytogeogr. Suec. 28: 7 (1950), nom. illeg.; *Lycopodium clavatum* subsp. *monostachyon* (Hook. & Grev.) Selander, Acta Phytogeogr. Suec. 28: 22 (1950); *Lycopodium clavatum* subsp. *megastachyon* (Fernald & Bissell) Á. Löve & D. Löve, Nucleus (Calcutta) 1(1): 7 (1958); *Lycopodium clavatum* subsp. *lagopus* (Laest.) Dostál.



Ryc. 2.40. *Lycopodium lagopus* (Laest. Ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen. – pokrój rośliny, okaz zielnikowy (B. Pawłowski, 22.08.1954, KRAM 317515). Fot. Ewa Szczęśniak

Takson był wyróżniany dość wcześnie, choć pod różnymi nazwami, jako niższa jednostka w obrębie *L. clavatum*. Do rangi gatunku podniosła go Kuzeneva (1953), choć w tamtym czasie nie zostało to zaakceptowane. Jako gatunek był wydzielany we florze Ameryki Pn. (Wagner & Beitel, 1993), odnotowany przez Rumseya (Rumsey, 2007) w Wielkiej Brytanii, obecnie jest akceptowany przez Hasslera (2023) i POWO (2023).

Nazwa gatunkowa pochodzi z języka łac. *lagopus* = pardwa i nawiązuje do typu rozmieszczenia arktyczno-alpejskiego (Rejewski, 1996). Polska nazwa odnosi się do charakterystycznego, pojedynczego kłosa.

Sporofit (Ryc. 2.40) podobny do *L. clavatum* lecz mniejszy i o bardziej zwartym pokroju, wyróżniający się pojedynczym, krótkoszypułkowym lub siedzącym kłosem. Jeżeli gatunki współwystępują, ich cechy diagnostyczne są zachowywane (Wagner & Beitel, 1993). Pędy plagiotropowe

Szczęśniak, E., Gola, E. M., & Szypuła, W. J. (2023). 11. Lycopodium lagopus (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen. – Widłak jednokłosowy. W: E. Szczęśniak, E. M. Gola, & E. Zenkteler (Red.) (2023). Lykopodiofity Polski – Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales. *Monographiae Botanicae*, 110, 136–138, Polish Botanical Society. https://doi.org/10.5586/978-83-963503-9-8

płożą się na powierzchni podłoża, rzadziej są ukryte w warstwie ściółki, z odchodzącymi pędami ortotropowymi tworzącymi skupienia, pędy wzniesione z 2–3(4) rozgałęzieniami, głównie w dolnej połowie pędu, sztywno wyprostowane (pionowe), 0,5–0,8 cm śr., przyrosty roczne bardzo wyraźne, granice przyrostów widoczne na pędzie jako nagłe przewężenie. Mikrofile zróżnicowane, trofofile żywozielone, gęsto ustawione, spiralnie lub w pseudookółkach po 12–20, odstające do przylegających, 3–5 mm dł., 0,4–0,7 mm szer., równowąskie, całobrzegie, zakończone cienkim, długim 1–3 mm (przynajmniej ½ dł. trofofila) włosem hialinowym, zwykle trwałym; na szypułach przylegające, w odległych pseudookółkach. Sporofile 1,5–2,5 mm dł., trójkątne do trójkątnojajowatych, stopniowo zwężające się, ze szczytem wyciągniętym w długi włos, początkowo jasnozielone, potem żółte do jasnobrązowych, po wyschnięciu rozchylają się i odstają od osi kłosa ułatwiając wysypanie zarodników. Kłosy pojedyncze, 20–55 mm dł., 3–5 mm szer., siedzące lub na nierozgałęzionych szypułach (0,25)0,35–7(12,5) cm dł., szypuły (jeśli są) krótsze lub równe dł. kłosa, rzadko nieznacznie dłuższe, sporadycznie kłosy dwa, wtedy siedzące (bez własnych szypułek), kłosy utrzymują się przez zimę. Zarodniki uwalniane późnym latem i jesienią. **Gametofit** prawdopodobnie typu *clavatum*.

Liczba chromosomów: diploid 2n = 68 (Rice *et al.*, 2015; Wagner, 1992), n = 34 (Austria, gametofit; Dobeš & Vitek, 2000; Teppner, 1980).

Zmienność wewnątrzgatunkowa: przez długi czas gatunek opisywany jako niższy takson w obrębie *L. clavatum* (patrz synonimy), nie są wyróżniane żadne niższe jednostki. W Skandynawii, na pd. kresie ciągłego zasięgu obserwowano rośliny o cechach pośrednich między *L. clavatum* i *L. lagopus* (dłuższa szypuła, pojedynczy kłos), nie wiadomo jednak, czy jest to wynik hybrydyzacji, czy skrajnej zmienności morfologicznej wywołanej przez warunki siedliskowe (Kukkonen, 2000). Określenie statusu takich populacji wymaga dalszych badań.

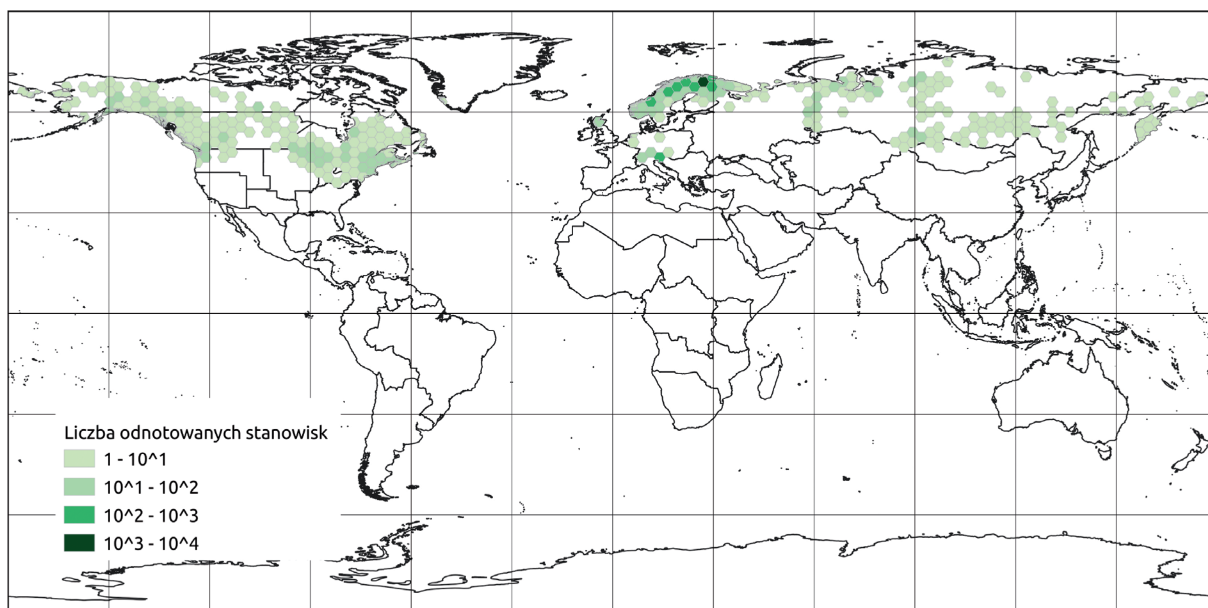
Mieszańce: mimo iż znane są współwystępujące populacje *L. lagopus* i *L. clavatum* dotychczas nie stwierdzono mieszańców (Wagner & Beitel, 1993). Populacje z pd. kresu zasięgu wymagają badań (patrz zmienność wewnątrzgatunkowa).

Biologia i ekologia: gatunek zimno- i światłolubny, rośnie na siedliskach świeżych, kwaśnych. Liczby wskaźnikowe: L 3–4, T 2, H 3, R 2, Tr 2–3, S 0. Występuje w mniej lub bardziej eksponowanych murawach, w lukach w zaroślach i lasach; w Szkocji stwierdzony na wrzosowiskach *Calluna vulgaris* razem ze *Spinulum annotinum* i *Diphasiastrum alpinum* (Rumsey, 2007). W Austrii (Alpy Wsch.) występuje w zbiorowiskach z *Empetrum hermaphroditum* Hagerub, *Vaccinium myrtillus* L., *V. gaultherioides* Bigelow, *V. vitis-idaea* L., *Rhododendron ferrugineum* L., *Huperzia selago* i *Diphasiastrum alpinum* oraz z wysokogórskimi porostami. Preferuje siedliska powyżej granicy lasu, o pn. wystawie, w obrębie niskich wrzosowisk i na obrzeżach formacji krzewiastych, miejsca z zalegającym śniegiem, unika wzniesień i grzbietów, bardzo rzadko notowany na obrzeżach dróg i w lukach w iglastym drzewostanie (Tribsch & Schönswetter, 1999).

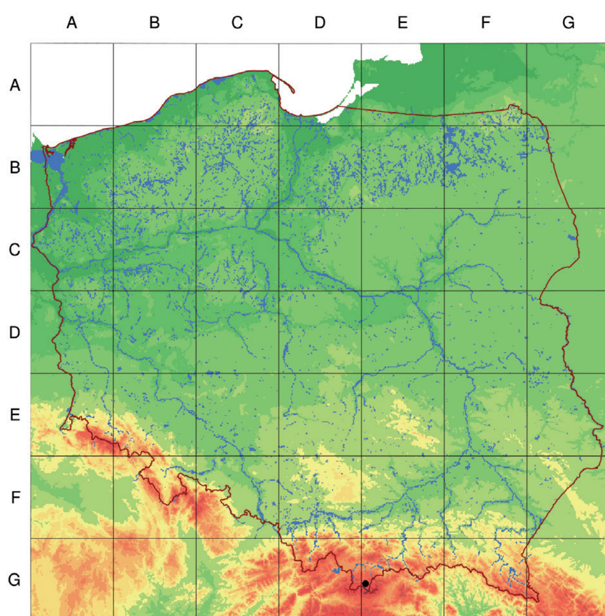
Zbiorowiska roślinne: podawane przez Pawłowskiego stanowisko znajdowało się w zakresie piętra subalpejskiego, wśród borówczysk (Cl. *Calluno-Ulicetea*), lecz nie ma szczegółowych informacji, w jakim zbiorowisku (Pawłowski, 1956).

Zasięg geograficzny: gatunek subarktyczny, cyrkumborealno-alpejski, zastępujący na pn. *L. clavatum*, ciągły zasięg obejmuje część pn. Ameryki Pn., pd. część Grenlandii (Wagner & Beitel, 1993), w Europie Szkocja (Rumsey, 2007), Skandynawia (Kukkonen, 2000), pn. Rosja, w Azji Syberia po Daleki Wschód. Przy pd. granicy ciągłego zasięgu oba gatunki współwystępują, zachowując odrębność cech morfologicznych. Oderwane stanowiska w Alpach (Austria – ok. 25 stanowisk; Tribsch & Schönswetter, 1999; pn. Włochy – dwa stanowiska; Troìa *et al.*, 2014; Szwajcaria; Dostál, 1984b) oraz Karpatach (Tatry Wysokie, Polska i Słowacja; Dostál, 1984b; Pawłowski, 1956; Ryc. 2.41). Zasięg pionowy: w Ameryce Pn. 50–1500 m n.p.m. We włoskich Alpach występuje zwykle powyżej 1800 m n.p.m. W Austrii (Alpy Wsch.) większość stanowisk znacznie powyżej granicy lasu (1800–2100 m n.p.m.; Tribsch & Schönswetter, 1999).

Rozmieszczenie w Polsce: po raz pierwszy takson podał Pawłowski jako *L. clavatum* for. *monostachyum* Desv. z Małego Kościelca nad Czarnym Stawem Gąsienicowym, pod Przełęczą Karb, w piętrze subalpejskim (1700 m n.p.m.; Tatry Wysokie; Pawłowski, 1956; Ryc. 2.42). Nie wiadomo, czy stanowisko jest aktualne, takson nie został uwzględniony w żadnym późniejszym opracowaniu. Populacja z Tatr Wysokich, podobnie jak izolowane populacje w Alpach, jest reliktem glacjalnym.



Ryc. 2.41. Mapa rozmieszczenia *Lycopodium lagopus* (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen. na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)



Ryc. 2.42. Mapa rozmieszczenia *Lycopodium lagopus* (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen. w Polsce

Substancje zapasowe i metabolity wtórne: unikatowy dla gatunku jest alkaloid z grupy likopodyny: acetylolikoklawina. Pozostałe alkaloidy tej grupy, niepotwierdzone w innych polskich i europejskich widłakach, to: anhydrolikodolina, dihydrolikopodyna i deacetylofawcettyna (Ma & Gang, 2004).

Zastosowania: widłak goździsty i w. jednokłosowy nie były rozróżniane, prawdopodobnie zastosowania opisane dla *L. clavatum* można odnieść do obu gatunków, choć występowanie pojedynczej populacji widłaka jednokłosowego wyłącznie w Tatrach Wysokich, w oddalonym od siedzib ludzkich miejscu, ogranicza jego dostępność i czyni jego zbiór i stosowanie mało prawdopodobnym.

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: takson był podany z Polski, lecz uległ zapomnieniu i nie został włączony do żadnej z czerwonych list i czerwonych ksiąg. Główną przyczyną zagrożenia jest bardzo wysoki stopień izolacji populacji, prawdopodobnie niewielka liczba i liczebność stanowisk, zajmowanie niestabilnych siedlisk i wrażliwość na zmiany warunków siedliskowych. Czynniki te powodują, że gatunek powinien być klasyfikowany jako CR, jeżeli stanowiska jeszcze istnieją.

Ochrona prawna: w latach 1946–2001 ochroną objęto wszystkich przedstawicieli rodziny Lycopodiaceae, bez wyszczególniania gatunków, w latach 1983–1995 ochroną częściową, od 1995 r. ochroną ścisłą. Od 2001 r. wprowadzono listę imienną i gatunek nie był na niej wymieniony, więc stracił ochronę prawną (Tabela 7). Jedyne znane polskie stanowisko odnotowano na terenie Tatrzańskiego PN, więc takson miał zapewnioną ochronę obszarową. Występował prawdopodobnie w siedlisku, które jest chronione jako Natura 2000: 4060 – wysokogórskie borówczyska bażynowe.

2.2. Rząd: Selaginellales Prantl – Widliczkowce

Selaginellales Prantl, Lehrb. Bot.: 116, 124 (1874)

Ewa Szczęśniak[1], Edyta M. Gola[2], Wojciech J. Szypuła[3]

[1] Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Botaniki
[2] Uniwersytet Wrocławski, Wydział Nauk Biologicznych, Zakład Biologii Rozwoju Roślin
[3] Warszawski Uniwersytet Medyczny, Wydział Farmaceutyczny, Katedra i Zakład Biologii Farmaceutycznej

Rząd siostrzany dla Isoëtales, monofiletyczny, obejmuje jedną rodzinę, jeden rodzaj i ok. 700 (PPG I, 2016) do 800 (Zhou & Zhang, 2015) gatunków. Współcześnie występujący przedstawiciele widliczkowców przewyższają liczebnie wszystkie pozostałe taksony lykopodiofitów. Opis rzędu = opis rodziny = opis rodzaju.

Rodzina: Selaginellaceae Willk. – Widliczkowate

Selaginellaceae Willk., Anleit. Stud. Bot. 2: 163 (1854)

6. Rodzaj *Selaginella* P. Beauv. – Widliczka

Selaginella P. Beauv., Mag. Encycl. 9(5): 479 (1804)
gatunek typowy: *Selaginella selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart.

Rodzaj o największej liczbie gatunków wśród wszystkich żyjących waskularnych roślin zarodnikowych. Specyficzna budowa morfologiczna znanych Linneuszowi taksonów spowodowała, że włączył przedstawicieli obecnego rodzaju *Selaginella* do rodzaju *Lycopodium* klasyfikowanego przez niego w obrębie mchów. Kolejni badacze klasyfikowali obecne widliczki do rodzajów *Selaginoides* Seg., *Lycopodioides* Boehm. in Ludwig, *Stachygynandrum* P. Beauv. ex Mirb. in Lamarck & Mirbel, *Didiclis* P. Beauv. ex Mirb. in Lamarck & Mirbel, jednak nazwy te nie zostały przyjęte.

Nazwę *Selaginella* wprowadził Palisot de Beauvois (1804), lecz przez kilkadziesiąt lat nie została ona zaakceptowana, a widliczki nadal lokowano w rodzaju *Lycopodium*. Ze względu na powszechność używania nazwa rodzajowa *Selaginella* została uznana przez ICN, mimo pierwszeństwa wcześniejszych nazw (Mazumdar *et al.*, 2018). Wzrastająca liczba poznawanych i opisywanych gatunków oraz ich zróżnicowana budowa morfologiczna powodowały kolejne próby uporządkowania pozycji systematycznej i taksonomicznej widliczek (Zhou & Zhang, 2015).

Szczęśniak, E., Gola, E. M., & Szypuła, W. J. (2023). 2.2. Rząd: Selaginellales Prantl – Widliczkowce. W: E. Szczęśniak, E. M. Gola, & E. Zenkteler (Red.) (2023). Lykopodiofity Polski – Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales. *Monographiae Botanicae*, 110, 139–159, Polish Botanical Society. https://doi.org/10.5586/978-83-963503-9-8

Spring (1838) jako jeden z pierwszych uznał rodzaj *Selaginella*, lecz większość gatunków obecnie w nim umieszczanych pozostawił w rodzaju *Lycopodium*. Następna jego praca zawierała pierwszy podział wewnątrz rodzaju *Selaginella* (Spring, 1840). W oparciu o cechy mikrofili wydzielił on dwie sekcje: *Homeophyllae* i *Heterophyllae.* Kolejne badania utrwaliły nazwę *Selaginella* i zwiększały liczbę gatunków, a także podrodzajów, sekcji i grup.

Zróżnicowanie morfologiczne i genetyczne powoduje, że co pewien czas wraca propozycja wydzielenia w rodzinie Selaginellaceae kilku rodzajów oprócz *Selaginella* (m.in. *Lycopodioides* = *S.* subgen. *Ericetorum* sensu Jermy + *S.* subgen. *Heterostachys* sensu Baker + *S.* subgen. *Tetragonostachys* sensu Jermy; *Bryodesma* = *S.* subgen. *Tetragonostachys* sensu Jermy; Soják, 1993; Weakley, 2012), lecz te ujęcia nie są obecnie powszechnie przyjmowane. W przypadku wydzielenia kilku rodzajów w obrębie rodziny Selaginellaceae, nazwa *Selaginella* pozostałaby ważna wyłącznie dla dwóch gatunków obecnego podrodzaju *Selaginella*: *S. selaginoides* i *S. deflexa* Brack.

Obecnie większość badaczy traktuje rodzinę i rodzaj jako monofiletyczne, lecz przyjmowana liczba podrodzajów i sekcji jest różna. Za podstawową przez długi czas uważano klasyfikację Jermy'ego, wydzielającą pięć podrodzajów: subgen. *Selaginella* (dwa gatunki), *Ericetorum* (trzy gatunki), *Tetragonostachys* (ok. 50 gatunków), *Stachygynandrum* (ok. 300 gatunków) i *Heterostachys* (ok. 60 gatunków; Jermy, 1986). Nowe, wieloaspektowe badania wykazały, że w tym ujęciu podrodzaje *Ericetorum*, *Stachygynandrum* i *Heterostachys* nie są monofiletyczne. Podział na sześć podrodzajów, z łącznie 18 sekcjami, zaproponowali Zhou i Zhang (2015), lecz w swojej analizie pominęli grupę gatunków problematycznych, niektórym sekcjom nadali nazwy niezgodnie z kodeksem (niezachowane pierwszeństwo nazw), a także nie zawsze wyróżnione przez nich sekcje miały własne cechy morfologiczne (Weststrand & Korall, 2016). Ostatnia klasyfikacja wewnątrzrodzajowa (Weststrand & Korall, 2016) proponuje podział na siedem podrodzajów:

1) *Selaginella* (dwa gatunki; trofofile i sporofile jednakowe, ułożone spiralnie, brak ryzoforów);
2) *Rupestrae* Weststrand & Korall (ok. 50 gatunków; trofofile jednakowe, ustawione spiralnie, sporofile w czterech rzędach, ryzofory zakładane grzbietowo);
3) *Lepidophyllae* (Li Bing Zhang & X. M. Zhou) Weststrand & Korall (kilkanaście (?) gatunków – wymaga dalszych badań; sporofity tworzące rozetę, ryzofory zakładane grzbietowo, trofofile i sporofile w czterech rzędach, trofofile dimorficzne);
4) *Gymnogynum* (P. Beauv.) Weststrand & Korall (ok. 40 gatunków; pędy ze zgrubieniami poniżej rozgałęzień, nie wspinające się, na przekroju z 1–5 stelami; trofofile dimorficzne);
5) *Exaltatae* Weststrand & Korall (kilka (?) gatunków – wymaga dalszych badań; ryzofory zakładane grzbietowo, pędy ze zgrubieniami poniżej rozgałęzień lub bez, często wspinające się, tkanki przewodzące na przekroju pędu w formie aktynosteli lub aktynoplektosteli, trofofile dimorficzne, sporofile jednakowe, w strobilach zwykle jedno makrosporangium u podstawy, makrospory z siatkowatym urzeźbieniem);
6) *Ericetorum* Jermy (kilka (?) gatunków – wymaga dalszych badań; ryzofory zakładane brzusznie, tkanki przewodzące pędu w formie solenosteli, trofofile jednakowe lub dimorficzne, ułożone w czterech rzędach, sporofile jednakowe, makrospory ze skrzydełkowatymi listwami, silnie porowate na biegunie proksymalnym);
7) *Stachygynandrum* (P. Beauv. ex Mirb.) Baker (ok. 600 gatunków; ryzofory zakładane brzusznie lub u podstawy pędów, bardzo rzadko grzbietowo, tkanka przewodząca pędu w formie protosteli, trofofile dimorficzne, sporofile jednakowe, makrospory o różnej ornamentacji lecz nie siatkowatej i bez skrzydełek).

W bieżącym opracowaniu przyjęto tę klasyfikację. Podrodzaj *Selaginella* jest uważany za najstarszy w obrębie rodzaju. W analizie filogenetycznej wydziela się jako klad siostrzany w stosunku do wszystkich pozostałych podrodzajów i gatunków, jest najbardziej odrębny genetycznie, morfologicznie i anatomicznie. Pozostałe podrodzaje mają wiele cech wspólnych (Weststrand & Korall, 2016).

Widliczki to rośliny zielne, naziemne, naskalne, wyjątkowo epifity, zwykle wieloletnie, rzadziej jednoroczne. Sporofity o różnym pokroju, pędy rozgałęziające się izo- lub anizodichotomicznie, anizotomia może skutkować zróżnicowaniem na wyraźnie mocniejszy i słabszy

pęd; pędy mocniejsze (pozornie główne), zwykle widoczne jako oś prowadząca wzrost (pozornie monopodialna), mogą być wyprostowane lub płożące, tworzące maty lub rozety. Pędy pełzające mogą mieć nieograniczony wzrost, tylko okresowo zatrzymywany lub ograniczany, albo być krótko pełzające, a następnie wzniesione. Pędy słabsze zwykle w położeniu bocznym (pozornie boczne), mogą być grzbietobrzusznie spłaszczone, przylegające do podłoża lub tworzyć na wzniesionych pędach kilkupiętrowy system drobniejszych rozgałęzień o ograniczonym wzroście, podobny w kształcie do pierzastych liści paproci (czasem w literaturze anglojęzycznej nazywany *fronds* lub *pseudofronds*); mogą się wspinać lub wspierać na innych roślinach. U części gatunków w miejscu rozgałęzień występują zgrubienia łodygi, na okazach zielnikowych widoczne czasem jako ciemniejszy pierścień. Sposób rozgałęziania i wg niektórych badaczy także powstający system rozgałęzień jest cechą diagnostyczną (Jermy, 1986). Niektórzy autorzy uznają także układ stel na przekroju poprzecznym za cechę istotną w taksonomii; jednakże ich układ może być zmienny w danym pędzie, w zależności m.in. od odległości od wierzchołka, grubości i wieku pędu (Foster & Gifford, 1974; Gola & Jernstedt, 2016). Typowe kłącze nie jest wykształcone, ale występują płożące łodygi, z których wyrastają wzniesione pędy.

Korzenie zarodkowe u przedstawicieli widliczek są krótkotrwałe. U niektórych gatunków zastępują je korzenie przybyszowe powstające w bulwiasto poszerzonej nasadowej części pędu. U większości gatunków korzenie są wytwarzane na specyficznych, swoistych tylko dla widliczek organach osiowych, tzw. ryzoforach, występujących u wszystkich poza gatunkami z subgen. *Selaginella*. Ryzofory to odrębne organy osiowe, bez homologii do innych współcześnie występujących struktur roślin waskularnych. Są cylindryczne, zwykle dichotomicznie rozgałęzione, o różnej grubości, wyrastają brzusznie i/lub grzbietowo (cecha diagnostyczna) z miejsc rozgałęzień. Wykazują dodatni geotropizm, na ich wierzchołkach powstają zawiązki korzeni. Cały system ryzoforowo-korzeniowy jest wsparciem dla wznoszących się pędów (Imaichi, 2008).

Liście to mikrofile o prostej budowie, drobne, z pojedynczą, nierozgałęzioną wiązką przewodzącą i języczkiem (*ligula*) osadzonym w nasadowej części mikrofila po stronie doosiowej, ułożone spiralnie lub w parach (nakrzyżlegle). Trofofile u ok. 60 gatunków są monomorficzne (Weststrand & Korall, 2016), u większości gatunków dimorficzne, prawie nakrzyżległe, kąt pomiędzy kolejnymi parami odbiega jednak od 90° ze względu na grzbietobrzuszne spłaszczenie pędów (Dengler, 1983), mikrofile jednej pary zwykle różnią się wielkością (anizofilia). Kształt mikrofili, zwłaszcza grzbietowych, jest cechą diagnostyczną. Aparaty szparkowe są rozproszone lub ograniczone do powierzchni przy wiązce przewodzącej i wierzchołku na odosiowej (aligularnej) stronie mikrofila, rzadziej występują po obu jego stronach. Komórki epidermalne na brzegach mikrofili mogą być wykształcone w postaci ząbków lub podłużnych komórek z brodawkowatą ścianą komórkową, dojrzałe zeskleryfikowane, wysycone krzemionką. Ich struktura może mieć znaczenie diagnostyczne (Bienfait & Waterkeyn, 1974). Sporofile podobne w kształcie do trofofili, ustawione spiralnie (subgen. *Selaginella*) lub w czterech rzędach (pozostałe podrodzaje), głównie mono- lub rzadziej dimorficzne, osłaniające sporangia, zebrane w strobile.

Strobile (kłosy zarodnionośne) osadzone są szczytowo na osi prowadzącej wzrost lub na drobnych, terminalnych rozgałęzieniach, zwarte, rzadziej dość luźne, o rozsuniętych sporofilach. Czasem kłos zarodnionośny podlega rewersji i w części szczytowej następuje wznowienie wzrostu jako pędu wegetatywnego, wtedy sporofile i trofofile występują w naprzemiennych strefach wzdłuż pędu.

Sporangia zakładają się na stronie doosiowej sporofila między ligulą a osią pędu, na trzonkach. Są zróżnicowane na okrągławe lub nieznacznie szersze niż dłuższe męskie (mikrosporangia) i wyraźnie większe żeńskie (makrosporangia), oddające kształt zawartych wewnątrz czterech makrospor; komórki makrosporangium są w większości cienkościenne, ale część z nich ma nierównomiernie zgrubiałe ściany, co umożliwia otwieranie zarodni wzdłuż szwów. Liczba i rozmieszczenie makrosporangiów w strobilach ma znaczenie taksonomiczne: 1) makrosporangia mogą znajdować się w dolnej części a mikrosporangia w szczytowej części kłosa; 2) sporangia mogą być ustawione w czterech rzędach, z czego dwa zawierają makrosporangia, a w pozostałych dwóch występują tylko mikrosporangia lub zarówno mikro- jak i makrosporangia; lub 3) całe strobile mogą być żeńskie. Zarodniki są tetraedryczne, z trójdzielnym szwem

(*trilete*), zróżnicowane na większe żeńskie (makrospory) i mniejsze męskie (mikrospory; zjawisko heterosporii). Makrospory zwykle cztery w zarodni, bladożółte lub białe, z wyraźnymi listwami lub prążkami na obwodzie i przy szwie, o zróżnicowanym urzeźbieniu powierzchni: pomarszczonym, siateczkowatym, brodawkowatym, ziarnistym, rzadko na proksymalnym biegunie gładkie, 200–600 µm śr. Mikrospory >100 w zarodni, żółte, czerwonobrązowe do czerwonych, ich powierzchnia zróżnicowana, od kolczastej po brodawkowatą lub pomarszczoną, 20–60 µm śr.

Zarodniki aż do rozpadu zarodni pozostają w strobilach, mogą być transportowane przez wiatr, lecz zwykle większość opada w sąsiedztwie roślin rodzicielskich. Opisano trzy podstawowe typy uwalniania mikrospor: pasywny, polegający na pęknięciu zarodni w części szczytowej i biernym wysypywaniu zarodników (gatunki izofilowe, zwykle siedlisk suchych) oraz dwa mechanizmy aktywne – z wyrzucaniem mikrospor lub całych mikrosporangiów na odległość do 20 cm od rośliny macierzystej (Webster, 1992). Opisano również aktywne wyrzucanie makrosporangium na odległość 2 m (*S. selaginoides*; Page, 1989). Uważa się, że aktywne wyrzucanie mikrospor lub całych zarodni zwiększa prawdopodobieństwo zapłodnienia krzyżowego. Zarodniki mogą pozostawać w spoczynku przez długi czas, aż rośliny rodzicielskie zamrą lub zostaną usunięte, wówczas rozwijają się gametofity (Webster, 1967).

Gametofity są rozdzielnopłciowe, endosporyczne; męskie silnie zredukowane, cały rozwój przechodzą wewnątrz mikrospory, na zewnątrz uwalniając jedynie komórki plemnikowe po rozpadzie ściany zarodni. Anteridia tworzone są przez centralnie położone komórki macierzyste spermatozoidów, otoczone przez komórki płonne (tzw. *jacket cells*), strukturalnie podobne do występujących u poryblinów; spermatozoidy dwuwiciowe i podobne do wykształcanych w rodzaju *Lycopodium*; gametofity żeńskie częściowo wystające z makrospory (szyjki rodni i chwytniki). Archegonia o buteleczkowatym kształcie, otoczone przez tkanki gametofitu i tylko z wystającą szyjką.

Liczba chromosomowa: x = 7, 8, 9 lub 10. *Selaginella moellendorffii* Hieron. jest gatunkiem o jednym z najmniejszych znanych genomów wśród roślin waskularnych (ok. 100 Mbp; Banks, 2009; Bartz, 2020; Chasan, 1992; Hickok *et al.*, 1995), wybranym jako organizm modelowy (Banks *et al.*, 2011).

Widliczki to rośliny siedlisk o przynajmniej okresowo wysokiej wilgotności. Na siedliskach suchych głównym źródłem wody może być mgła lub aerozol wodny; w tej grupie najbardziej znane są tzw. zmartwychwstanki, których pędy tworzą rozetę, po odwodnieniu zwijającą się w kulę, a po nawilżeniu ponownie rozkładającą się.

Rodzaj kosmopolityczny, rozpowszechniony na całym świecie poza Antarktydą, od strefy arktycznej i piętra alpejskiego gór po strefę tropikalną i subtropikalną, gdzie występuje zdecydowana większość gatunków (Jermy, 1990b).

Pomimo stosowania niektórych gatunków w medycynie tradycyjnej, głównie w Azji, w rodzaju *Selaginella* nie wyróżnia się ważnych gatunków leczniczych lub trujących, co prawdopodobnie było przyczyną braku zainteresowania farmakologów. Dopiero w ostatnich latach podjęto badania związków bioaktywnych widliczek (Almeida *et al.*, 2013).

Materiałem zapasowym zarodników są triacyloglicerydy i białko w formie ziaren aleuronowych (Hegnauer, 1962). Materiał zapasowy sporofitów nie jest poznany. Spośród sacharydów powszechnie występuje dwucukier trehaloza w ilości do 2,5%, zwłaszcza u gatunków siedlisk suchych. Uważa się, że u widliczek zastępuje sacharozę. Oprócz tego zidentyfikowano D-glukozę i D-fruktozę. Ponadto widliczki siedlisk suchych akumulują alkohole wielowodorotlenowe (sorbitol i ksylitol) oraz prolinę, a także mają wzmożoną biosyntezę flawonoidów i enzymów antyoksydacyjnych (Alejo-Jacuinde *et al.*, 2020). Ligniny zawierają jednostki syringilowe, co upodabnia je do lignin charakterystycznych dla okrytozalążkowych (Hegnauer, 1962; Jin *et al.*, 2005, 2007). W przeciwieństwie do przedstawicieli Lycopodiaceae, widliczki nie akumulują glinu (Hegnauer, 1962).

Wśród metabolitów wtórnych u widliczek stwierdzono biflawonoidy o działaniu leczniczym (przeciwwirusowym, przeciwbakteryjnym, przeciwutleniającym, przeciwmalarycznym; Almeida *et al.*, 2013). U niektórych gatunków zidentyfikowano także fenyloalkiloaminy, np. hordeninę i jej pochodne (Chao *et al.*, 1987, 1990), alkaloidy pirolidynoindolinowe, np. kwas selaginelowy i jego pochodne (Wang *et al.*, 2009), chromony (np. 8-metyloeugenitol), kumaryny (np. izopimpinellina, umbeliferon), sekolignany i fenylopropanoidy (Almeida *et al.*, 2013). Znaleziono też glikozydy fenolowe, np. arbutynę (*β*-glikozyd hydrochinonu; Zheng *et al.*, 2004), kwas wanilino-

wy i syryngowy (Bi *et al.*, 2004) oraz kwas 4-hydroksybenzoesowy (Zheng *et al.*, 2001). Oprócz wymienionych związków występują chinony, sterydy (np. sitosterol, cholesterol) i barwniki (Almeida *et al.*, 2013).

W Europie rodzime trzy gatunki: *S. selaginoides* (subgen. *Selaginella*), *S. helvetica* i *S. denticulata* (L.) Spring (subgen. *Stachygynandrum*), ponadto odnotowano uciekające z uprawy (w gruncie i szklarniach) afrykańską widliczkę Kraussa *S. kraussiana* (Kunze) A. Braun (subgen. *Gymnogynum*) i północnoamerykańską widliczkę bezłodygową *S. apoda* (L.) C. Morren (subgen. *Stachygynandrum*; Dostál, 1984c; Szczęśniak *et al.*, 2023). Uprawiane w Europie w szklarniach są także *S. uncinata* (Desv.) Spring, *S. martensii* Spring, *S. lepidophylla* (Hook. & Grev.) Spring, *S. willdenowii* (Desv.) Baker, *S. pulcherrima* Liebm. ex E.Fourn. i *S. erythropus* (Mart.) Spring. (Page & Bennell, 1986).

W Polsce w naturze notowane były *S. selaginoides*, *S. helvetica* i *S. apoda* (Szczęśniak *et al.*, 2023); *S. kraussiana* pozostaje gatunkiem ograniczonym do upraw (w szklarniach, rzadziej w gruncie). Paradoksalnie najbardziej popularnymi widliczkami w Polsce są widliczka bezłodygowa i widliczka Martensa *S. martensii* (często w dwubarwnej odmianie 'Jori', z białymi zakończeniami pędów), uprawiane wyłącznie w pomieszczeniach jako rośliny ozdobne, funkcjonujące zwykle pod nazwą *widliczka* bez epitetu gatunkowego, ze względu na duże zapotrzebowanie na wodę potocznie nazywane *pijakami*. Częsta w handlu jest też widliczka łuskowata *S. lepidophylla*, zupełnie niekojarzona z widliczkami, sprzedawana w postaci zasuszonych rozet, jedna z tzw. zmartwychwstanek (*róża jerychońska*).

Nazwa *Selaginella* pochodzi od zdrobnienia łac. słówka *selago*, u Pliniusza Starszego odnoszącego się do rośliny podobnej do *Juniperus sabina*. Nazwę przeniósł na rodzaj widłaka w XVI w. niemiecki lekarz i botanik Johannes Thal, prawdopodobnie ze względu na pewne podobieństwo morfologiczne. Słowo *selago* jest prawdopodobnie pochodzenia celtyckiego (Rejewski, 1996). Polska nazwa rodzaju powstała w podobny sposób i oznacza drobnego widłaka.

Klucz do oznaczania gatunków

1. Pędy płonne na szczytach podnoszące się, nierozgałęzione lub rozgałęzione jedynie u podstawy, niespłaszczone, trofofile monomorficzne, jednakowo odstające, trofofile i sporofile ułożone spiralnie (subgen. *Selaginella*)
...............................**12.** ***S. selaginoides*** (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart. – **W. ostrozębna**

1.* Pędy płonne płożące lub wznoszące, wielokrotnie dichotomicznie rozgałęzione, grzbietobrzusznie spłaszczone, trofofile ułożone w czterech rzędach, zróżnicowane na większe brzuszne (boczne) i mniejsze grzbietowe, sporofile ustawione w czterech rzędach ....**2.**

2. Strobile z kilkoma lub więcej makrosporangiami, pędy płonne do 30 cm dł., bez zgrubień w miejscu rozgałęzienia. Ryzofory zakładają się na brzusznej lub rzadziej brzusznej i grzbietowej stronie pędów [subgen. *Stachygynandrum* (P. Beauv. ex Mirb.) Baker] ....**3.**

3. Strobile 1 lub 2, na wzniesionych trzonkach, wyniesione na pionowych pędach, wyprostowane, długie (3–5 cm), makro- i mikrosporofile podobnej wielkości, makro- i mikrosporangia we wszystkich rzędach strobili. Mikrofile brzuszne całobrzegie lub z rzadkimi, małymi ząbkami, o tępym lub słabo zaostrzonym wierzchołku, mikrofile grzbietowe o zwężającym się, zaostrzonym wierzchołku ....**13.** ***S. helvetica*** (L.) Spring – **W. szwajcarska**

3.* Strobile pojedyncze, siedzące, krótkie 1–2(3) cm dł., makrosporofile większe (czasem nieznacznie) niż mikrosporofile, w strobili dwa rzędy z makro- i mikrosporangiami, dwa wyłącznie z mikrosporangiami. Mikrofile brzuszne ząbkowane do piłkowanych, mikrofile grzbietowe o wyraźnie zaostrzonym wierzchołku lub z wiązką przedłużoną poza obrys mikrofila ....**4.**

4. Mikrofile brzuszne o zaostrzonym, ząbkowanym wierzchołku (lupa!), mikrofile grzbietowe wąskotrójkątne do jajowatych, długo zwężające się na wierzchołku lub z wyraźnym kończykiem, w nasadzie zwężające się. Pędy płonne płożące, krótkie, odgałęzienia rzadkie, podnoszące się do wzniesionych; darnie luźne, lecz w sprzyjających warunkach lub u odmian ozdobnych mogą być gęste i wielowarstwowe ....**5.**

5. Mikrofile grzbietowe i brzuszne wąskotrójkątne do podługowatych, wyraźnie dłuższe niż szersze, na szczycie zwężające się, na brzegach wyraźnie ząbkowane, grzbietowe długo

zwężające się, stąd wierzchołek wyciągnięty w długi szpic; odmiany mogą tworzyć gęste, wielopoziomowe darnie lub skupienia ....**14.*S. apoda*** (L.) C. Morren – **W. bezłodygowa**

5.* Mikrofile grzbietowe i brzuszne szerokojajowate do szerokotrójkątnych, nieznacznie dłuższe niż szerokie, na szczycie zaostrzone, na brzegach delikatnie ząbkowane, grzbietowe z wyraźnym lecz krótkim kończykiem; darnie luźne, płaskie ....***S. denticulata*** (L.) Spring – **W. śródziemnomorska**

4.* Mikrofile brzuszne delikatnie ząbkowane, o tępym lub słabo zaostrzonym wierzchołku (lupa!), mikrofile grzbietowe owalne do niemal okrągłych, w nasadzie jednostronnie sercowate i z nielicznymi wydłużonymi ząbkami na krawędzi, na wierzchołku z nerwem (wiązką) wyraźnie przedłużonym poza obrys mikrofila. Pędy płonne wznoszące się, sztywne, wielokrotnie, gęsto rozgałęzione, tworzące wielopoziomowe struktury, darnie gęste; w Polsce wyłącznie w uprawach zamkniętych ....***S. martensii*** Spring – **W. Martensa**

2.* Strobile z 1(2) makrosporangium u podstawy, pędy płonne zwykle 30 cm lub dłuższe, ze zgrubieniami i ciemnym paskiem w miejscu rozgałęzienia (te cechy widoczne po wysuszeniu tylko na niektórych starszych rozgałęzieniach). Ryzofory zakładają się na grzbietowej stronie pędów [subgen. *Gymnogynum* (P. Beauv.) Weststrand & Korall] ....***S. kraussiana*** (Kunze) A. Braun – **W. Kraussa**

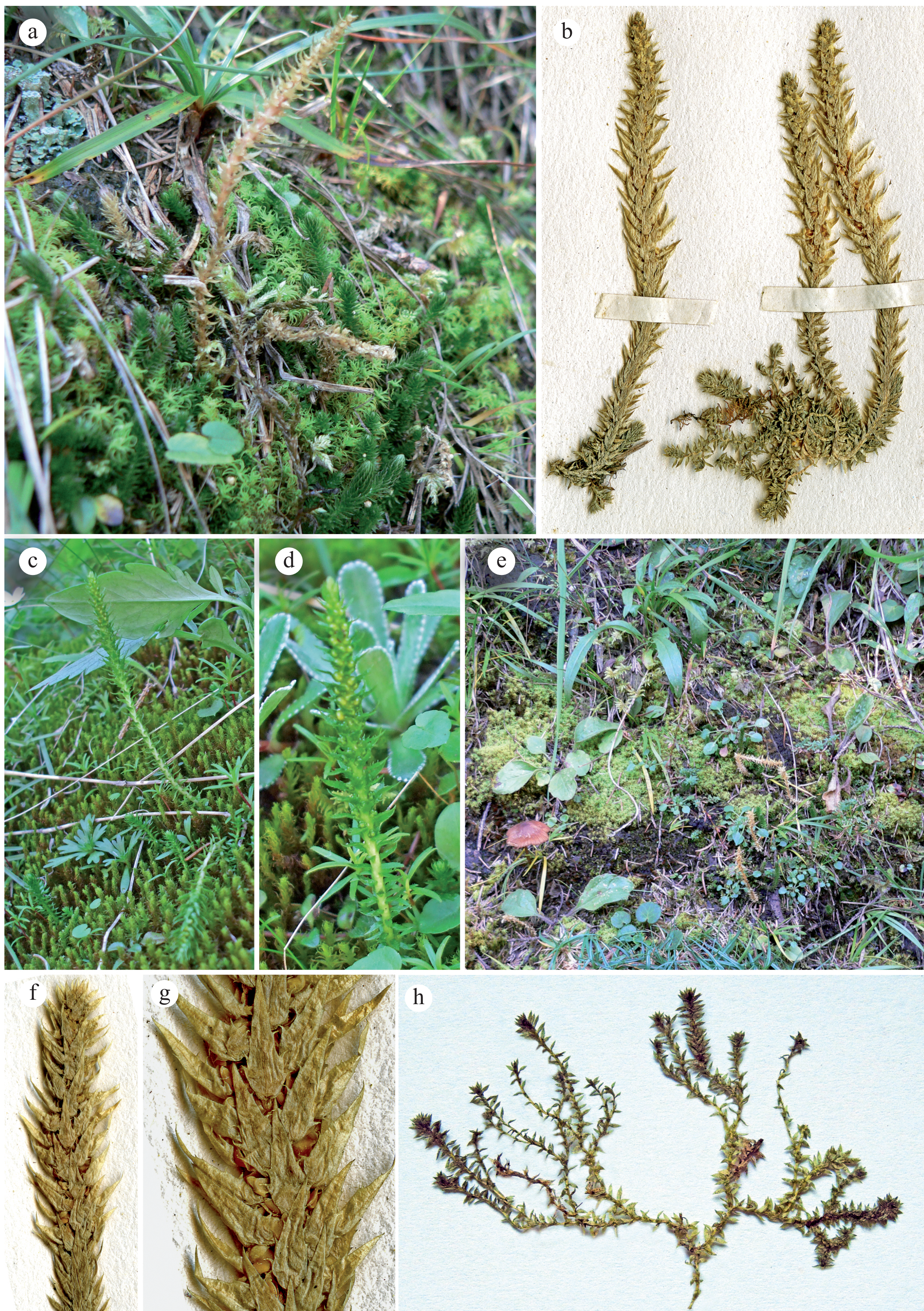
12. *Selaginella selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart. – Widliczka ostrozębna

Selaginella selaginoides (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart., Hort. Reg. Monac. 3 (1829)

Lektotyp: Herb. Linn. No. 1257.5, okaz górny (LINN); Jonsell & Jarvis in Nordic J. Bot. 14: 147 (1994); **Bazonim:** *Lycopodium selaginoides* L., Sp. Pl. 2: 1101 (1753). **Synonimy:** *Lycopodium ciliatum* Lam., Fl. Franc. 1:32 (1778); *Selaginella spinosa* P. Beauv., Prodr. Fam. Aethéog. 112 (1806); *Selaginella ciliata* (Lam.) Opiz, Bohm. Phanerog. Cryptog. Gew. 114 (1823); *Lycopodium bryophyllum* C. Presl, Rel. Haenk. 1(1): 81 (1825); *Bernhardia spinosa* Gray, Nat. Arr. br. Fl. 2: 23 (1831); *Selaginella selaginoides* (L). Link, Filic. Spec. Hort. Bertolin. 158 (1841); *Selaginella spinulosa* A. Braun in Döll., Rhein. Fl. 38 (1843); *Lycopodioides selaginoides* (L.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 824 (1891); *Lycopodina spinulosa* (A. Br.) Bubani, Fl. Pyrenaea, 4: 445 (1901). Ponadto Hassler podaje 25 podgatunków wyróżnianych w literaturze w obrębie *Selaginella spinosa*, obecnie traktowanych jako synonimy *S. selaginoides* (Hassler, 2023). Wg tego źródła oraz wg Euro+Med Plant DataBase (Christenhusz & Raab-Straube, 2013+) nazwą ważną jest *Selaginella selaginoides* (L.) Schrank & C. F. P. Mart.

Typowy gatunek rodzaju. Początkowo ze względu na morfologiczne podobieństwo do widłaków został przez Linneusza (Linnéus, 1753) włączony do rodzaju *Lycopodium* jako *L. selaginoides*. Później, w 1778 r. gatunek został opisany przez Lamarcka jako *L. ciliatum*. Pomimo że na początku XIX w. Palisot de Beauvois (1804) wydzielił rodzaj *Selaginella* i ten gatunek został do niego włączony jako *S. selaginoides*, to nadal przez wielu badaczy był klasyfikowany w rodzaju *Lycopodium*. Obecną nazwę powszechnie przyjęto dopiero pod koniec XIX w. Polska nazwa gatunkowa odnosi się do ząbkowania na brzegu mikrofili. W literaturze i na starych etykietach zielnikowych pojawia się również nazwa *widliczka rozpłaszczka*, lecz nie została ona powszechnie przyjęta.

Sporofit (Ryc. 2.43) wieloletni, tworzący darń przypominającą z wyglądu mech. Pędy płonne nitkowate, niezbyt kruche, płożące i przynajmniej na końcach podnoszące się, do 10(15) cm dł. i 1,5 cm wys., rozgałęzione anizodichotomicznie, nieregularnie naprzemianległe; pędy płodne grubsze, wyprostowane, pojedyncze, gęściej odstająco ulistnione, ze strobilą na szczycie, łącznie ze strobilami (3)5–15(20) cm wys. U nasady pędu zgrubienie, z którego wyrastają korzenie. Mikrofile monomorficzne, odstające, z ligulą; ligula w nasadzie mikrofila, po stronie doosiowej. Trofofile drobne, 2–3(5) mm dł., 0,5–1 mm szer., trójkątne, jajowate do lancetowatych, na szczycie długozaostrzone, z kilkoma (1–5) frędzlowatymi ząbkami na bokach, w dole pędu mogą być całobrzegie, tylko z zaostrzonym wierzchołkiem, ułożone spiralnie, rozmieszczone luźno, na pędach sterylnych krótsze, połyskujące, ciemnozielone, gęściej ustawione na wierzchołkach, na których w następnym sezonie rozwiną się strobile. Sporofile 3–5(6) mm dł., 1,5 mm szer., z licznymi, długimi ząbkami, młode zielone, lecz szybko zmieniają kolor na żółtawozielony do żółtawego. Kłos słabo wyodrębniony, luźny, zwykle pojedynczy, rzadziej na dichotomicznie



Ryc. 2.43. *Selaginella selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart. a – pędy plagiotropowe (ciemnozielone) i zamierający pęd ortotropowy z kłosem, b – pokrój roślin, widoczne płonne pędy plagiotropowe i płodne ortotropowe, okaz zielnikowy *lg*. F. Niedereder, WA 0000029490, c–d – kłosy zarodnionośne, e – siedlisko, f–g – zbliżenie kłosów, h – pokrój rozgałęziających się pędów, okaz zielnikowy *lg*. A. Dzwonko, WSRL 61279. Autorzy zdjęć: a, e, h – Ewa Szczęśniak, b, f, g – Wojciech Szypuła; c, d – Natalia Jędrzejczak

rozgałęzionym pędzie, grubo cylindryczny, zwężający się ku szczytowi, (1)2–3(5) cm dł. Zarodnie dojrzałe żółtawe do jasnobrązowych; makrosporangia kilka lub więcej, głównie w dolnej części strobili, choć obecne także w części szczytowej, odkształcone przez znajdujące się wewnątrz cztery tetraedryczne makrospory; mikrosporangia liczniejsze, kuliste lub nerkowate. Oba typy zarodni otwierają się poprzecznie na szczycie, mikrospory są uwalniane pasywnie po pęknięciu zarodni (Koller & Scheckler, 1986), natomiast makrospora wraz z całym makrosporangium wyrzucana jest na odległość do 2 m dzięki unikalnemu u widliczek mechanizmowi (tzw. *compression and slingshot mechanism*), związanemu ze zróżnicowanym wysychaniem ścian zarodni (Page, 1989, 2004). Zarodniki z trójdzielnym szwem (*trilete*), makrospory ± 600 μm śr., żółtawobiałe, brodawkowate, mikrospory ± 40 μm śr., siarkowożółte, z tępymi kolcami; dojrzewają VI–IX. **Gametofit** typowy dla rodzaju.

Liczba chromosomów: diploid, 2n = 18 (Dostál, 1984c; Rice *et al.*, 2015).

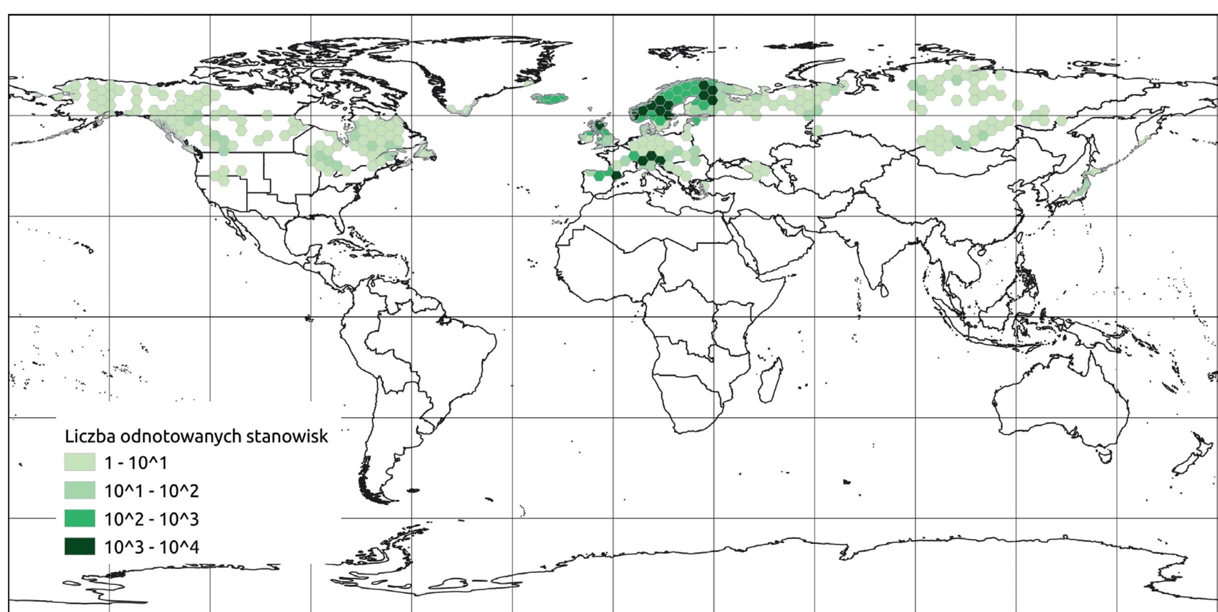
Zmienność wewnątrzgatunkowa: gatunek uważany za przedstawiciela najstarszych, najbardziej pierwotnych widliczek (brak ryzoforów, spiralne ulistnienie pędów płożących). Zmienny morfologicznie (wielkość roślin, zwartość darni, grubość pędów, rozmiar strobili; Page, 2004), o czym świadczy ilość wyróżnianych w przeszłości podgatunków, obecnie synonimizowanych z gatunkiem (Hassler, 2023). Różnice mogą występować między poszczególnymi populacjami, ale także w ich obrębie. Mimo szerokiego rozprzestrzenienia dotychczas nie wyróżniono niższych jednostek, które zostałyby utrzymane po weryfikacji.

Mieszańce: zasięgi notowanych w Polsce gatunków nie nakładały się, nie ma danych o występowaniu mieszańców, brak także danych literaturowych.

Biologia i ekologia: chamefit, gatunek słaby konkurencyjnie; światłolubny, toleruje nieznaczne zacienienie, zimnolubny; występuje w wilgotnych lub świeżych siedliskach mezotroficznych: podmokłych łąkach, wrzosowiskach, zatorfieniach przy wysiękach, rzadziej w murawach bliźniczkowych i górskich, głównie w piętrze subalpejskim i alpejskim. Rośnie na podłożu od słabo kwaśnego do zasadowego, preferuje zasadowe, nawapienne gleby próchniczne, kamieniste lub gliniaste, z dobrym drenażem. Zimuje pod okrywą śniegu. Liczby wskaźnikowe: L 4; T 1–2; H 3–4; R 4–5; Tr 3; S 0.

Zbiorowiska roślinne: gatunek uznawany za diagnostyczny O. *Caricetalia davalianae* (=*Tofieldietalia*; Cl. *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae*), jednak o szerszym zakresie występowania, notowany także w murawach All. *Seslerion tatrae* (O. *Seslerietalia caeruleae*, Cl. *Elyno-Seslerietea*) i psiarach (O. *Nardetalia strictae*, Cl. *Nardetea strictae*).

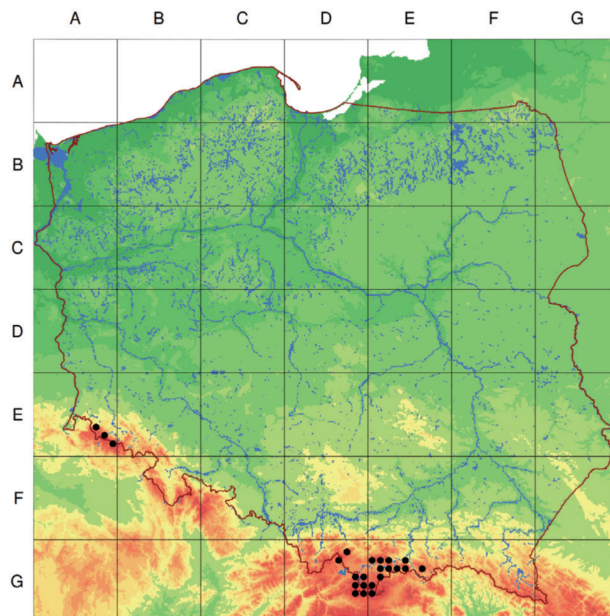
Zasięg geograficzny: gatunek arktyczno-górski; w Ameryce Pn.: Alaska, zach. i wsch. Kanada i pd. Grenlandia; w Azji: Kaukaz, Ural, Wyżyna Środkowosyberyjska i góry pd. Syberii, po Wyspy



Ryc. 2.44. Mapa rozmieszczenia *Selaginella selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart. na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)

Japońskie. W Europie notowany na Islandii, w Wielkiej Brytanii, w Skandynawii, po pn. Rosję; w części środkowej i pd. wyłącznie w wyższych partiach gór, w Pirenejach, Alpach, Sudetach, Karpatach i górach Półwyspu Bałkańskiego (Ryc. 2.44).

Rozmieszczenie w Polsce: wyłącznie w górach. W Sudetach bardzo rzadko; jedno stanowisko w Górach Izerskich (Wysoki Grzbiet; Milde, 1858; po 1945 r. niepotwierdzony) i pięć stanowisk w Karkonoszach: k. Strzechy Akademickiej (Fiek, 1881; Šourek, 1969, obecnie niepotwierdzony), Mały Śnieżny Kocioł (Šourek, 1969, obecnie niepotwierdzony), Kocioł Wielkiego Stawu (M. Malicki & B. Wojtuń informacja ustna) i Kocioł Małego Stawu (Krukowski, 2000) – oba stanowiska podawane już przez Mildego (1858) – oraz w Kotle Łomniczki (Kwiatkowski, 2006b). W Karpatach częstszy wyłącznie w Karpatach Zach. Rzadko na Pogórzu Spisko-Gubałowskim i w Beskidzie Sądeckim, częściej na Babiej Górze i w Pieninach, częsty w Tatrach, głównie w Tatrach Zach. (Szczęśniak *et al.*, 2023; Ryc. 2.45). W Tatrach sięga od regla dolnego po piętro alpejskie, w Sudetach od regla górnego po piętro alpejskie.



Ryc. 2.45. Mapa rozmieszczenia *Selaginella selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart. w Polsce (Zając & Zając, 2001, uzupełnione i zaktualizowane)

Substancje zapasowe i metabolity wtórne: spośród metabolitów wtórnych zidentyfikowano jedynie biflawonoidy: amentoflawon, hinokiflawon i robustaflawon (López-Sáez *et al.*, 1994).

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: uznawany w Polsce za niezagrożony, nie był włączony do żadnej z czerwonych list (Tabela 5), jednak jego status w poszczególnych masywach górskich Polski jest odmienny. W Sudetach gatunek skrajnie rzadki i krytycznie zagrożony wymarciem (Tabela 6). Z sześciu podawanych stanowisk tylko trzy obserwowano w ciągu ostatnich 25 lat. W Karpatach Zach. niezagrożony (Tabela 6). W skali Europy i świata niezagrożony.

Ochrona prawna: w rozporządzeniach z 2004 r. i 2012 r. wymieniony jako ściśle chroniony, od 2014 r. objęty ochroną częściową z priorytetem ochrony przed zabiegami z zakresu gospodarki rolnej i rybackiej (Tabela 7). Zdecydowana większość obecnych i historycznych stanowisk znajduje się na terenach górskich parków narodowych (Karkonoski PN, Pieniński PN, Babiogórski PN, Tatrzański PN), gdzie objęte są najwyższą w Polsce formą ochrony obszarowej.

Fitocenozy, w których występuje, są chronione w systemie Natura 2000 jako siedlisko 7230 – górskie i nizinne torfowiska zasadowe o charakterze młak, turzycowisk i mechowisk O. *Caricetalia davalianae* (=*Tofieldietalia*; Cl. *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae*), 6170 – nawapienne murawy wysokogórskie All. *Seslerion tatrae* (Cl. *Elyno-Seslerietea)* oraz 6230 – górskie i niżowe murawy bliźniczkowe All. *Nardion strictae* (Cl. *Nardetea strictae*).

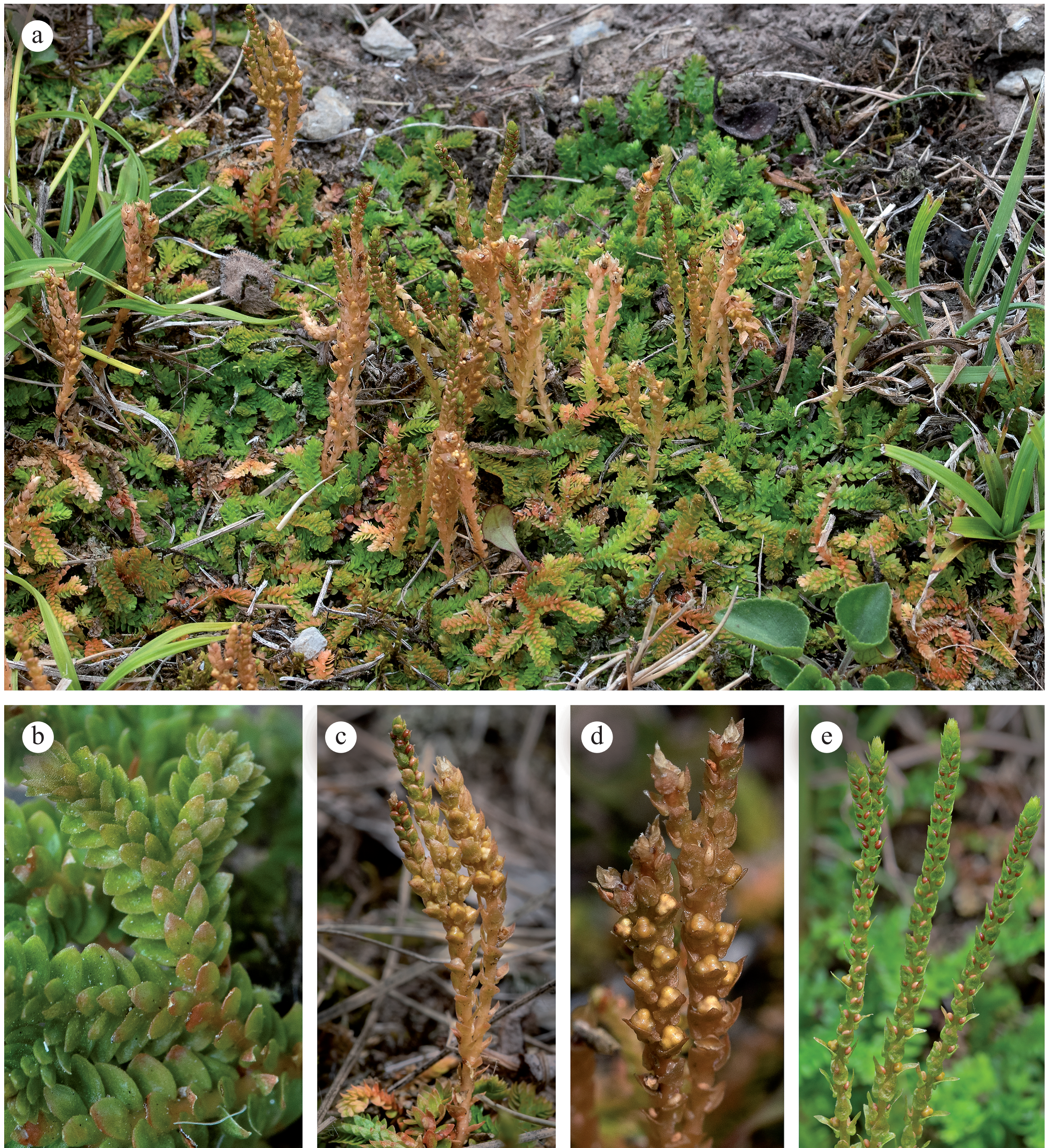
13. *Selaginella helvetica* (L.) Spring – Widliczka szwajcarska

Selaginella helvetica (L.) Spring, Flora (Regensb.) 21(1): 149 (1838)

Lektotyp: Herb. Burser XX: 46 (UPS); Troìa & Greuter in Pl. Biosyst. 149: 698, fig. 2 (2015). **Bazonim:** *Lycopodium helveticum* Linné, Sp. Pl. 2: 1104 (1753). **Synonimy:** *Lycopodium radicans* Schrank, Baier. Fl. 2: 493 (1789); *Diplostachyum helveticum* (L.) P. Beauv., Prodr. Aethéogam. 107: 110 (1805); *Diplostachyum radicans* (Schrank) P. Beauv., Prodr. aethéogam. 107 (1805); *Lepidotis radicans* (L.) P. Beauv., Prodr. aethéogam. 109 (1805); *Stachygynandrum helveticum* (L.) P. Beauv. ex J. St.-Hil., Expos. Fam. Nat. 1: 39 (1805); *Bernhardia helvetica* (L.) Gray, Nat. Arr. 2: 23 (1821); *Selaginella mariesii* Baker, J. Bot. 21: 44, no. 10 (1883); *Lycopodioides helvetica* (L.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 824 (1891); *Lycopodioides mariesii* (Baker) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 1: 826 (1891); *Heterophyllum helveticum* (L.) Hieron., Börner, Volksflora 285, fig. 249 (1912).

Widliczka początkowo była opisywana przez Linneusza w rodzaju *Lycopodium*, w 1838 r. przeniesiona do rodzaju *Selaginella* (Spring, 1838); później ze względu na odrębność morfologiczną i podziały wewnątrz rodzaju *Selaginella* klasyfikowana w różnych wydzielanych rodzajach, zawsze z zachowaniem linneuszowskiego epitetu gatunkowego; obecnie lokowana w rodzaju *Selaginella* subgen. *Stachygynandrum* (Weststrand & Korall, 2016). Nazwa gatunku pochodzi od łac. *helveticus* = szwajcarski i nawiązuje do miejsca zbioru okazu opisanego przez Linneusza *Habitat in Alpibus Helvetiae*. Polska nazwa jest tłumaczeniem nazwy łacińskiej.

Sporofit (Ryc. 2.46, 2.47) wieloletni, tworzący niewielkie, płaskie i gęste darnie. Ryzofory wraz z korzeniami 1–4 cm dł., zakładają się na brzusznej stronie pędów płonnych. Pędy płonne naziemne, płożące, przylegające do podłoża, rozgałęzione często, nieregularnie, anizodichoto-



Ryc. 2.46. *Selaginella helvetica* (L.) Spring: a – pokrój, b – powiększenie pędu płonnego, c, d – kłos zarodnionośny z makrosporangiami, e – kłosy zarodnionośne z mikrosporangiami, w dolnej części kłosów pojedyncze makrosporangia. Zdjęcia wykonane w Kantonie Valais, Szwajcaria, przez Françoise D. Alsaker

micznie, do 20 cm dł. i 8 cm wys., z czterema rzędami anizofilowych mikrofili, silnie grzbieto-brzusznie spłaszczone, z pojedynczą protostelą. Pędy zakończone strobilami wyraźnie morfologicznie odmienne od płonnych, podnoszące się do wzniesionych, luźno, jednakowo ulistnione



Ryc. 2.47. *Selaginella helvetica* (L.) Spring: a–d – okaz zielnikowy, *lg.* A. Topitz, WA 0000029458, a – pokrój rośliny, b – układ mikrofili, c, d – kłos zarodnionośny, e – rośliny ze stanowiska nad Opawą (strona czeska; T. Hein, 21.07.1857, WRSL 000192). Autorzy zdjęć: a–d – Wojciech Szypuła, e – Ewa Szczęśniak

(zanik anizofilii mikrofili i spłaszczenia pędu), do 5(10) cm wys. Mikrofile dimorficzne, trofofile luźne, delikatne, cienkie, trawiastozielone, połyskujące. Na pędach płonnych po dwa rzędy mikrofili brzusznych i grzbietowych; brzuszne większe, ustawione bocznie, niemal prostopadłe do pędu lub skierowane do tyłu, rozsunięte, jajowate, na szczycie tępe lub słabo zaostrzone, z rzadkimi, małymi ząbkami po bokach lub całobrzegie, 2–3 mm dł., 1–1,5 mm szer.; grzbietowe wyraźnie mniejsze, ustawione ukośnie, jajowatolancetowate, całobrzegie, dachówkowato nachodzące lub rozsunięte, 1–1,5 mm dł., 0,5–1 mm szer. Trofofile pędów zarodnionośnych początkowo zielonożółte, potem żółte. Sporofile dołem luźno, wyżej gęsto ustawione, jajowate, na szczycie zaostrzone, do jajowatolancetowatych, ostro zakończonych. Strobile 3–5 cm dł., wyprostowane, pionowo wzniesione, pojedyncze lub 1–3× dichotomicznie rozgałęzione, zakładane na szczytach podnoszących się odgałęzień, bez ostrej granicy między strobilą i częścią płonną wynoszącego pędu. Makrosporangia żółtawe do żółtobrązowych, z zaznaczającymi się makrosporami, liczne, kilka do kilkunastu w strobili, zwykle w dolnej części każdego rzędu, lecz mogą być też ułożone po tej samej stronie kłosa. Mikrosporangia ciemniej zabarwione, dojrzewające czerwonobrązowe do brązowych, ± kuliste do owalnych, przeważnie liczniejsze, głównie w górnej części kłosa. Zarodniki: makrospory ok. 400 µm śr., z trójdzielnym szwem (*trilete*), żółtawe, tępo brodawkowate, mikrospory ok. 30–40 µm śr., pomarańczowożółte, bardzo drobno brodawkowate do gładkich. Dojrzewają VI–VII. **Gametofit** typowy dla rodzaju.

Liczba chromosomów: diploid, 2n = 18 (Dostál, 1984c).

Zmienność wewnątrzgatunkowa: wyróżniany był podgatunek typowy *Selaginella helvetica* (L.) Spring subsp. *helvetica* (L.) Spring i subsp. *pseudonipponica* (Tagawa) H. M. Chang, W. L. Choiu et/& J. C. Wang, przez niektórych badaczy traktowany obecnie jako odrębny gatunek *S. pseudonipponica* Tagawa (Hassler, 2023; Zhang *et al.*, 2021). Ponadto Hassler podaje 15 niższych taksonów (f., var., subsp.) obecnie synonimizowanych z podgatunkiem typowym (Hassler, 2023). Badania markerów molekularnych *S. helvetica* z całego zasięgu gatunku wykazały istnienie dwóch taksonów, których ranga nie została jeszcze zdefiniowana. Takson typowy występuje w Europie i pn.-wsch. Azji, morfologicznie wyróżnia się ząbkowanym lub nieznacznie ząbkowanym brzegiem mikrofila i zaostrzonym szczytem (bez kończyka) trofofili oraz brodawkowaną powierzchnią makrospor. Drugi takson występuje w Chinach i Himalajach; wyróżnia się obecnością długich włosków na brzegu mikrofili, zaostrzonym i ± wyciągniętym w kończyk szczytem trofofili oraz delikatnie pofalowanym układem listew na powierzchni makrospor (Zhang *et al.*, 2021).

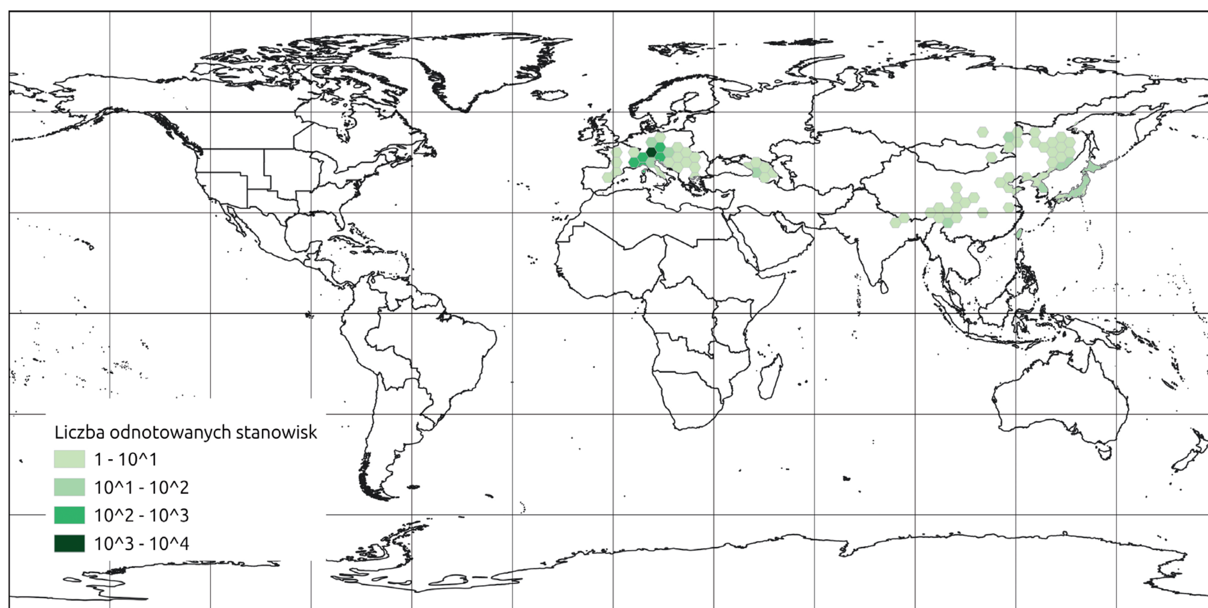
Mieszańce: brak danych.

Biologia i ekologia: chamefit zielny, roślina pionierska, słaba konkurencyjnie. Gatunek ciepłolubny, światłolubny, lecz tolerujący półcień. Preferuje siedliska świeże, toleruje okresowe przesychanie podłoża; podłoże zasadowe (pH 7–8), bogate w surową próchnicę, luźne, kamieniste. W Europie rośnie w szczelinach i na półkach skalnych, na murach, piargach, ścianach wąwozów i w murawach, na skałach wapiennych, krzemianowych i serpentynitach, także na łąkach, terenach zalewowych, często razem z mszakami (Dostál, 1984c). Liczby wskaźnikowe: L 3–4, T 3, H 3–4, R 4–5, Tr 3–4, S 0. W Polsce występował wyłącznie w dolinie Opawy, odnotowany nielicznie na kretowiskach na wilgotnych łąkach.

Zbiorowiska roślinne: w Europie notowany w ciepłolubnych nawapiennych murawach All. *Bromion erecti* (O. *Brachypodietalia pinnatii*, Cl. *Festuco-Brometea*), zasadowych młakach (All. *Caricion davallianae*, O. *Caricetalia davallianae*, Cl. *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae*) i łąkach zmiennowilgotnych (All. *Molinion caeruleae*, O. *Molinietalia caeruleae*, Cl. *Molinio-Arrhenatheretea*). W Polsce występował w zbiorowiskach łąkowych (Cl. *Molinio-Arrhenatheretea*).

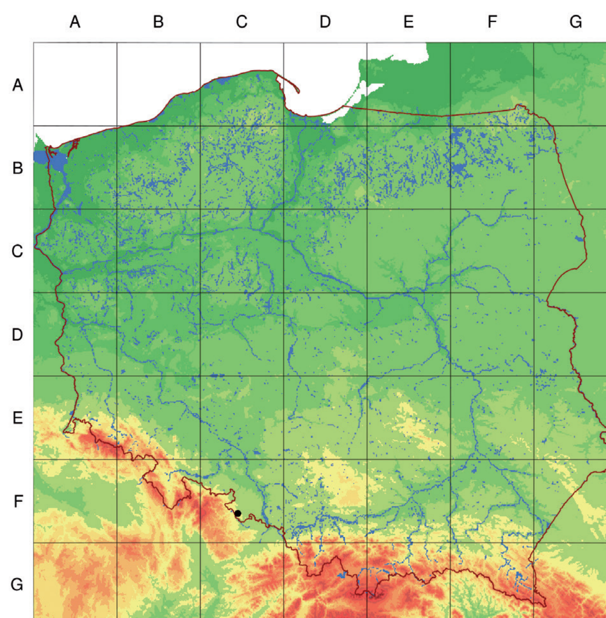
Substancje zapasowe i metabolity wtórne: w zielu zidentyfikowano biflawonoidy: amentoflawon, hinokiflawon, heweaflawon i ginkgetinę (Jiang *et al.*, 2018).

Zasięg geograficzny: gatunek występuje w Europie środkowej i pd., ma oderwane populacje na Kaukazie. Notowany od Francji przez Belgię, Niemcy, Czechy, Polskę po Rosję, na pd. od Włoch przez Bałkany po Ukrainę. Podawany także w środkowo-wsch. Azji od Rosji (Syberia) po Chiny, Mongolię, Koreę i Japonię, na południu po pn. Indie, Nepal i zach. Himalaje oraz w górach Azji Mniejszej, w zakresie wys. 200–3800 m n.p.m. Azjatyckie stanowiska wymagają jednak weryfikacji po wydzieleniu *S. pseudonipponica* (Ryc. 2.48).



Ryc. 2.48. Mapa rozmieszczenia *Selaginella helvetica* (L.) Spring na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)

Rozmieszczenie w Polsce: w Polsce gatunek niżowy, znany z zaledwie trzech wystąpień położonych blisko siebie na Płaskowyżu Głubczyckim w dolinie rzeki Opawy, w sąsiedztwie wsi Bliszczyce i Branice (Milde, 1867b; Schube, 1903; Szczęśniak *et al.*, 2023). Materiał zielnikowy (WRSL 000191), pochodzący z parku przypałacowego w Pszczynie (Schube, 1908), opisywany jako *S. helvetica*, należy do *S. apoda* (Szczęśniak *et al.*, 2023). Pozostałe wzmianki o wystąpieniach *S. helvetica* na terenie Polski są albo wynikiem błędnego tłumaczenia tekstu Mildego (Przesieka k. Jeleniej Góry), błędnego tłumaczenia niemieckiej nazwy miejscowości [Jägerndorf (Karniów) na Śląsku Opawskim jako Strzelniki k. Lewina Brzeskiego; Sendek, 1986], albo błędnego oznaczenia (park w Legnicy, zebrany 2.09.1969 r. *lg.* Majorowicz; arkusz zielnikowy KRAM 00016343-V; *S.* cfr. *martensii* Spring, występowanie w Polsce poza uprawą zamkniętą niemożliwe). Stanowiska w Polsce stanowiły pn. kres zasięgu gatunku w tej części Europy (Ryc. 2.49).



Ryc. 2.49. Mapa rozmieszczenia *Selaginella helvetica* (L.) Spring w Polsce (Zając & Zając, 2001, skorygowane)

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: gatunek uznany za wymarły w Polsce (Tabela 5). Po 1945 r. mimo wielokrotnych poszukiwań nieodnaleziony, prawdopodobnie jednym z czynników była zmiana użytkowania siedlisk i wzrost zwarcia runi łąk. Obecnie większość łąk w dolinie Opawy jest zaorana, a ich pozostałości są zarośnięte przez wierzby (A. Nowak, informacja ustna, 02.2023). Znajdujące się w pobliżu stanowiska po czeskiej stronie rzeki Opawy, jak i bliskie polskiej granicy stanowiska w Karkonoszach, także zanikły (Kaplan *et al.*, 2019). W skali Europy i świata niezagrożony.

Ochrona prawna: w rozporządzeniach z 2004 r. i 2012 r. objęty ścisłą ochroną, od 2014 r. jako wymarły usunięty z listy gatunków chronionych (Tabela 7).

14. *Selaginella apoda (L.) C. Morren – Widliczka bezłodygowa

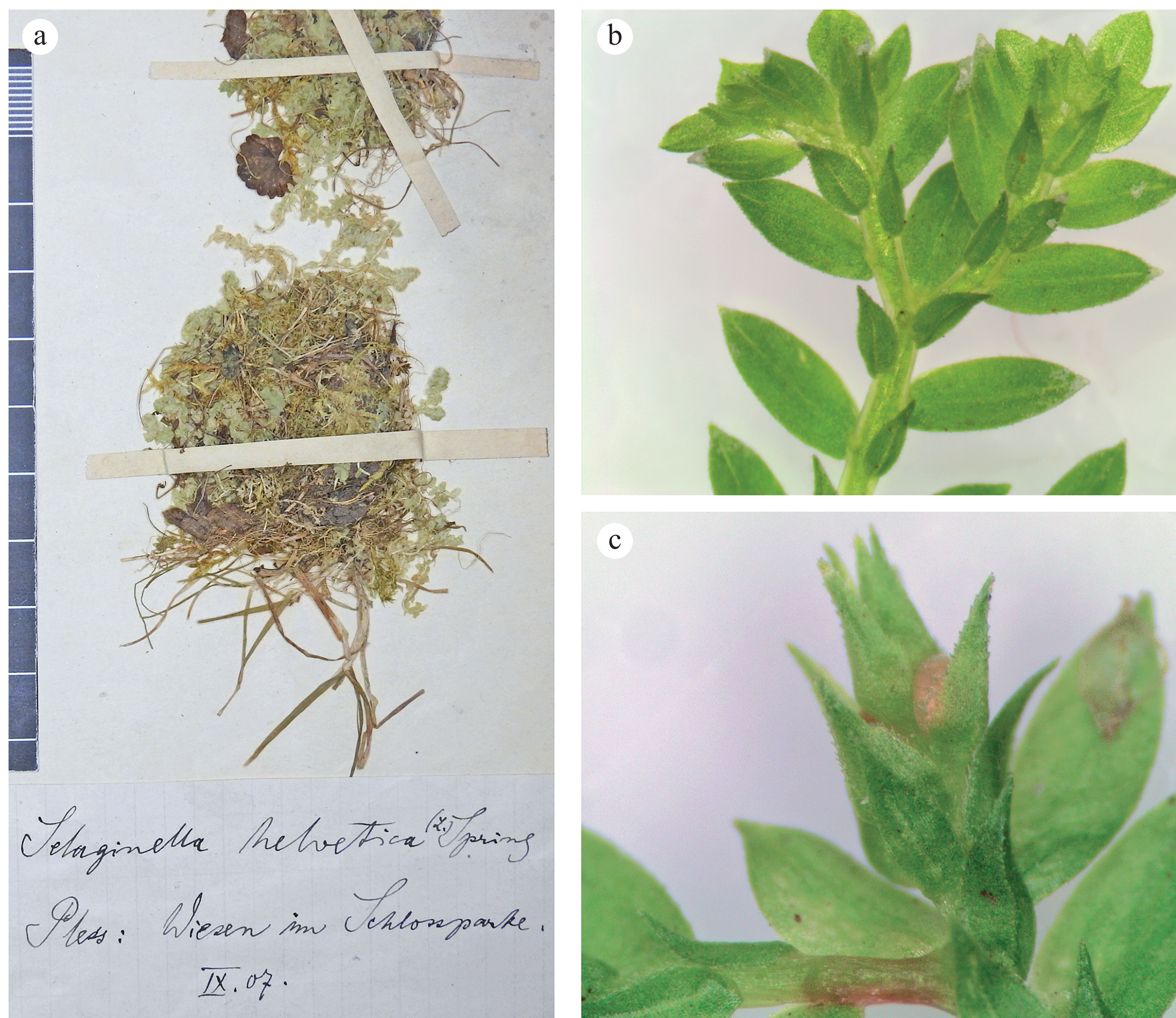
Selaginella apoda (L.) C. Morren, Belgique Hort. 4: 70 (1853)

Lektotyp: Kalm, Herb. Linn. No. 1257.27 (LINN); Fraile in Davidse & al. (ed.), Fl. Mesoamericana 1: 29 (1995). **Bazonim:** *Lycopodium apodum* L., Sp. Pl. 2: 1105 (1753). **Synonimy:** *Diplostachyum apodum* (L.) P. Beauv., Prodr. Aethéogam. 107 (1805); *Lycopodium apus* Gmel. in P. Beauv., Prodr. aethéogam. 110 (1805); *Lycopodium albidulum* Sw., Syn. Fil.: 183, 409 (1806); *Lycopodium apodon* Steud., Nomencl. Bot. Crypt. 280 (1824); *Selaginella albidula* (Sw.) Spring, Flora 21: 214, no. 24 (1838); *Selaginella apus* Spring in Mart., Fl. Bras. 1(2): 119 (1840), nom. superfl.; *Selaginella apoda* (L.) Spring in Mart., Fl. Brasil. 1(2): 119 (1840); *Lycopodioides apodum* (L.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 824 (1891); *Selaginella apoda* (L.) Fernald, Rhodora 17(195): 68 (1915).

Podobnie jak pozostałe widliczki opisane przez Linneusza była włączona do rodzaju *Lycopodium* jako *L. apodum*. Do rodzaju *Selaginella* została przeniesiona jako *Selaginella apoda* (L.) Spring. Jednocześnie w ogrodnictwie funkcjonowała jako *Selaginella densa*, jednak nazwa ta została nadana na nowo przez Rydberga [(Mem. New York Botanical Garden 1: 7 (1900)] niewielkiemu gatunkowi, występującemu wyłącznie w Górach Skalistych. Poza problematyczną przynależnością rodzajową nazwa wzbudzała także zastrzeżenia ze względu na epitet gatunkowy, niepoprawny pod względem językowym – podważano istnienie w języku łacińskim przymiotnika *apodus* = beznogi, siedzący. Do 1915 r. używana była nazwa *S. apus* (L.) Spring, stanowiąca wariant ortograficzny nazwy *apoda*. Reveal i Gandhi przedyskutowali problemy formalne i jako nazwę ważną wskazali *Selaginella apoda* (L.) C. Morren (Reveal & Gandhi, 2012). Jednak opracowania i bazy danych nadal powszechnie używają zapisu *Selaginella apoda* (L.) Spring.

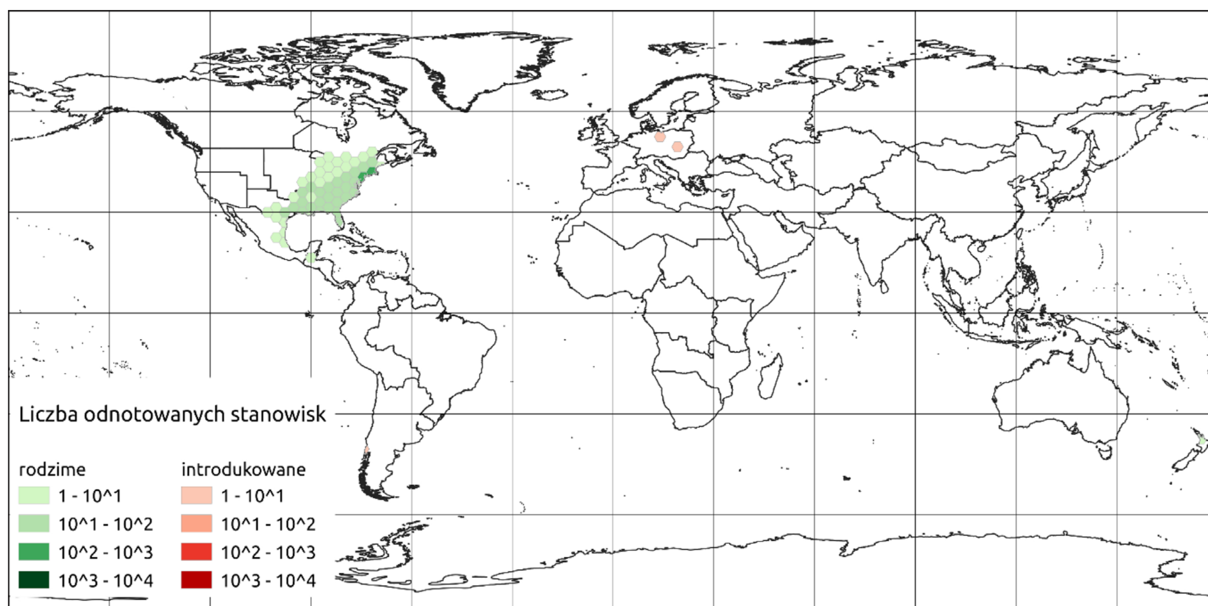
Nazwa gatunku pochodzi z połączenia dwóch gr. słów: zaprzeczenia *a* = bez i *poda* = stopy, nogi, odnosi się do siedzących kłosów, niewyniesionych do góry na szypułach (*spicis apodibus*; Linnéus, 1753).

Sporofit (Ryc. 2.50) wieloletni, tworzący darnie przeważnie dość luźne, rzadziej zwarte do gęstych o wys. do 10 cm. Pędy pełzające pozornie główne odlegle ulistnione, do 15 cm dł., naprzemianlegle anizodichotomicznie rozgałęzione, rozgałęzienia regularne co (5)8(10) par mikrofili; pędy pozornie boczne drobniejsze, pełzające, podnoszące się do wyprostowanych, pojedyncze lub 2(3)× rozgałęzione anizodichotomicznie, gęsto ulistnione, na ich wierzchołkach mogą zakładać się strobile, brak odrębnych pędów płodnych. Ryzofory tworzą się w miejscu rozgałęzień pędu plagiotropowego, rzadziej ortotropowego, po dwa (jeden brzuszny, zwykle bardziej rozwinięty i jeden grzbietowy), rzadko po trzy (Schulz *et al*., 2010), na całej długości łodygi lub tylko w jej nasadowej części, do ⅓ dł. pędu. Mikrofile dimorficzne. Trofofile wąskotrójkątne, podługowate do jajowatych, wyraźnie dłuższe niż szersze, na szczycie zwężające się, delikatne, żywozielone, o brzegach zielonych lub z jednym rzędem bezbarwnych komórek, ząbkowane lub piłkowane, nierównej wielkości; trofofile brzuszne (boczne) rozsunięte, prostopadłe do pędu lub odgięte, 1,5–2(3) mm dł., 1–1,5 mm szer., ich podstawa zaokrąglona do słabo sercowatej, na szczycie słabo zaostrzone; trofofile grzbietowe 1,5–3× mniejsze niż brzuszne, 1–1,6 mm dł., 0,5–0,7 mm szer., nasada po wewnętrznej stronie skośna, po zewnętrznej wydatna, zaokrąglona, wierzchołek wyciągnięty, zaostrzony do długozaostrzonego. Pomiędzy częścią wegetatywną a strobilą zwykle 1–2 pary mikrofili o pośrednim kształcie (Schulz *et al*., 2010; Valdespino, 1993). Sporofile w czterech rzędach, węższe od trofofili, ok. 2 mm dł., jajowate do jajowatotrójkątnych, z wyraźnym ząbkowanym kilem, u podstawy słabo sercowate do okrągłych, na brzegach z rzadkimi ząbkami, zaostrzone na szczycie; makrosporofile zwykle w dolnej części strobili, większe (dłuższe i szersze) niż mikrosporofile, czasem różnica słabo widoczna. Kłosy siedzące, wzniesione, na szczytach pędów (czasem pędy rozgałęzione dichotomicznie u nasady kłosa), do 3 cm dł., wiosną krótsze, ok. 0,5–1 cm dł., z nielicznymi (2–5) zarodniami w rzędzie, jesienią dłuższe 1–3 cm dł., z liczniejszymi sporangiami (do 20 w rzędzie), równowąskie, czworokątne; w strobili dwa rzędy wyłącznie z mikrosporofilami i dwa rzędy mieszane; mikrosporangia mogą się pojawiać także poza strobilą (Schulz *et al*., 2010). Makrosporangia zwykle po kilka–kilkanaście (do 40), głównie w dolnej części strobili, dojrzałe żółtawe do jasnobrązowych, odkształcone przez znajdujące się wewnątrz cztery tetraedryczne makrospory; mikrosporangia



Ryc. 2.50. *Selaginella apoda* (L.) C. Morren: a – rośliny z parku przypałacowego w Pszczynie, podawane pierwotnie jako *S. helvetica*, okaz zielnikowy WRSL 000191, b–c – rośliny z komercyjnej uprawy, b – pęd płonny, c – kłos zarodnionośny. Autorzy zdjęć: a – Ewa Szczęśniak, b–c – Edyta Gola

liczniejsze, kuliste lub nerkowate, dojrzałe czerwonobrązowe (przez bezbarwne ściany zarodni prześwituje kolor zarodników); sporadycznie mogą występować abortywne sporangia (Schulz *et al.*, 2010). Zarodniki z trójdzielnym szwem (*trilete*), choć sporadycznie szew może nie być widoczny; makrospory ok. 15× szersze niż mikrospory, kuliste i lekko spłaszczone w części proksymalnej, (280)330(380) µm śr., jasnożółte, o ścianie brodawkowatej, ziarnistej lub pomarszczonej, z wyraźnymi listwami tworzącymi sieć (Korall & Taylor, 2006); mikrospory nieco jajowate, nerkowate, ok. 22 µm śr. (zakres wielkości 20–65 × 25–75 µm), pomarańczowe do czerwonobrązowych, o ścianie kolczastej, brodawkowatej lub ziarnistej (Schulz *et al.*, 2010). **Gametofity** endosporyczne. Ich rozwój zaczyna się jeszcze w obrębie sporangium, optymalne warunki do rozwoju to wysoka wilgotność (woda) i temperatura 20–30°C. Gametofity żeńskie zbudowane z ok. 300–400 komórek ułożonych w 3–4 warstwach, archegonium zwykle pojedyncze (rzadko dwa), rozwija się w części centralnej gametofitu, tylko szczytowa część szyjki rodni wystaje ponad masę otaczających komórek gametofitu i po ok. 20 dniach przez pęknięcie szwu makrospory wystaje na zewnątrz, jednocześnie przy zbiegu trójdzielnego szwu rozwijają się pęczki ryzoidów, do 2 mm dł., prawdopodobnie służą do pobierania wody i mocowania gametofitu do podłoża. Gametofity męskie pozostają wewnątrz mikrospor, w optymalnych warunkach po 22 dniach uwalniają spermatozoidy; gametofity pochodzące z tej samej rośliny nie wykazują samoniezgodności (są zdolne do samozapłodnienia); z ok. 95% makrospor rozwijają się sporofity (Schulz *et al.*, 2010).



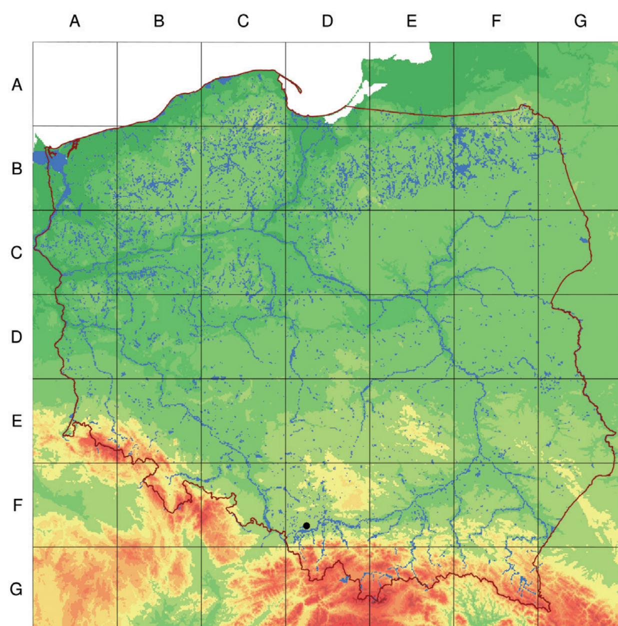
Ryc. 2.51. Mapa rozmieszczenia *Selaginella apoda* (L.) C. Morren na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)

Liczba chromosomów: diploid, 2n = 18 (Little *et al.*, 2007).

Zmienność wewnątrzgatunkowa: gatunek zmienny morfologicznie, lecz nie są wyróżniane niższe taksony. W zależności od warunków siedliskowych (głównie natężenia światła) może zmieniać pokrój. Kultywary odznaczają się bardziej zwartym, kępkowym pokrojem, dominują pędy wzniesione, nie tworzą luźnych darni.

Mieszańce: *Selaginella apoda* należy do taksonomicznie trudnego kompleksu podobnych gatunków, występującego we wsch. części Ameryki Pn., jest blisko spokrewniona z *S. eclipes* Buck i *S. ludoviciana* (A. Br.) A. Br. (Valdespino, 1993) i tworzy z nimi mieszańce.

Biologia i ekologia: gatunek siedlisk o wysokiej wilgotności, rośnie na bagnach, łąkach, mokradłach, pastwiskach, na brzegach cieków, w widnych lasach. Ma szeroki zakres tolerancji odczynu pH, rośnie na glebach od kwaśnych do zasadowych (Valdespino, 1993).



Ryc. 2.52. Mapa rozmieszczenia *Selaginella apoda* (L.) C. Morren w Polsce

Zbiorowiska roślinne: w Polsce i Niemczech gatunek występował na koszonych trawnikach (łąkach?; Cl. *Molinio-Arrhenatheretea*, prawdopodobnie O. *Arrhenatheretalia*).

Zasięg geograficzny: rodzimy we wsch. części Ameryki Pn. i pn. części Ameryki Środkowej. Jest popularną rośliną ozdobną, w sprzyjających warunkach ucieka z uprawy i dziczeje w ogrodach i parkach. Obserwowany w Ameryce Pd. w Corral Bay k. miejscowości Valvidia (Chile; Hausenstein *et al.*, 1981).W Europie notowany w Niemczech w Poczdamie, stanowisko utrzymywało się przeszło 100 lat (Magnus, 1878; Meyer, 1970) oraz na jednym stanowisku w Polsce (Szczęśniak *et al.*, 2023; Ryc. 2.51).

Rozmieszczenie w Polsce: gatunek notowany na jednym stanowisku, w parku

przypałacowym w Pszczynie (Ryc. 2.52); dotychczas podawany jako *S. helvetica*. Weryfikacja materiału zielnikowego wykazała, że była to *S. apoda*. Nie ma informacji, jak długo istniało stanowisko i kiedy zanikło (Szczęśniak *et al.*, 2023).

Substancje zapasowe i metabolity: z grupy metabolitów wtórnych u *S. apoda* zidentyfikowano biflawonoidy: amentoflawon, kryptomerynę B, izokryptomerynę, hinokiflawon, robustoflawon i sotetsuflawon (Almeida *et al.*, 2013).

Zastosowania: popularna roślina ozdobna, zalecana do wnętrz dla podnoszenia wilgotności, często używana także jako stroik wielkanocnego stołu, w domach zwykle krótko żyjąca ze względu na duże wymagania wilgotnościowe.

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: w Polsce gatunek obcy, nie ocenia się stopnia zagrożenia.

Ochrona prawna: jako takson obcy nie podlega ochronie prawnej.

***_Selaginella kraussiana_ (Kunze) A. Braun – Widliczka Kraussa**

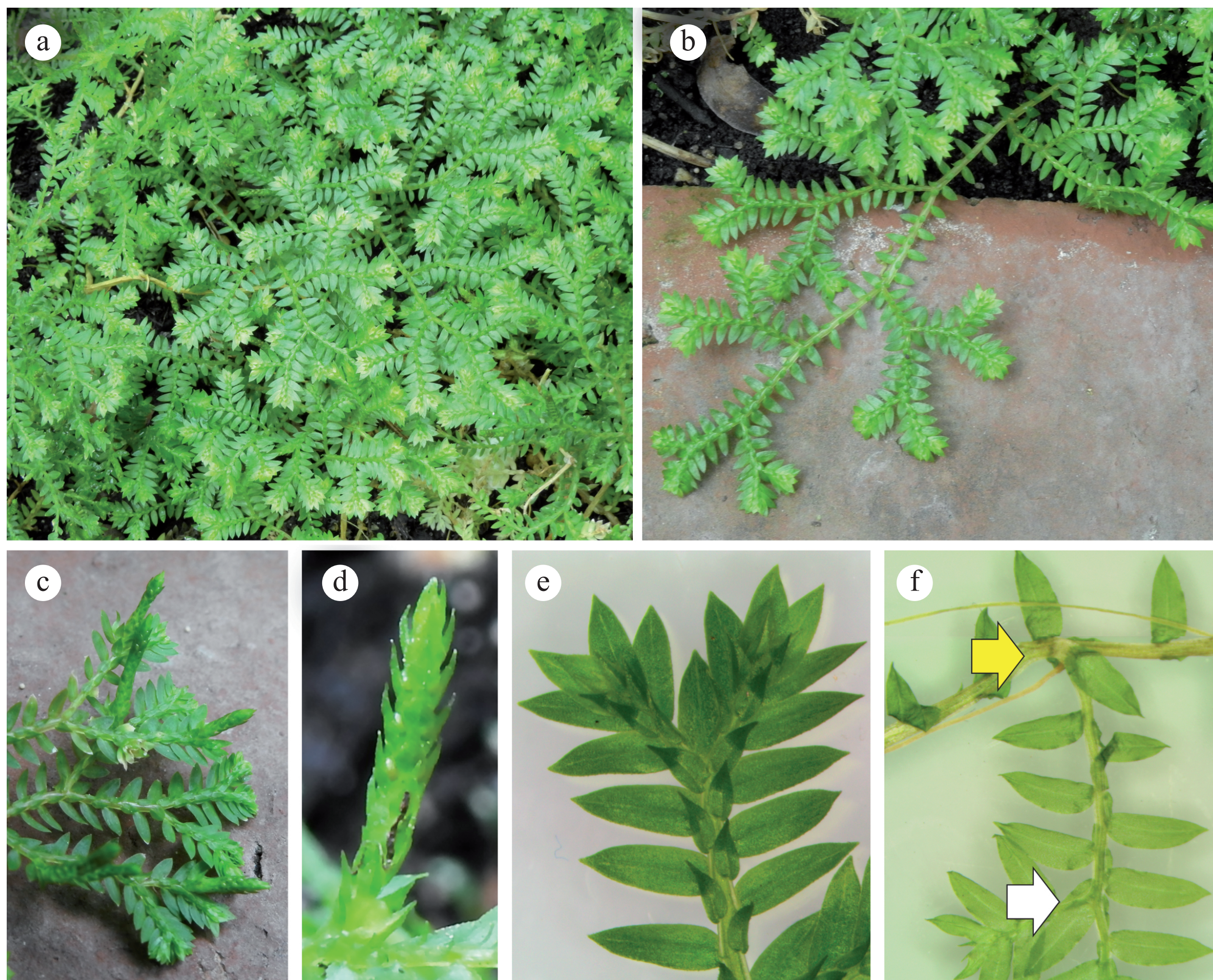
Selaginella kraussiana (Kunze) A. Braun, Index Sem. Hort. Bot. Berol. 1859: 22 (1860)

Bazonim: *Lycopodium kraussianum* Kunze, Linnaea 18: 44 (1844). **Synonimy:** *Selaginella hortensis* Metten, Filic. Horti Lips. 125 (1856); *Selaginella poulteri* Veitch, Cat. 17, f. 7 (1868); *Selaginella kraussiana* var. *poulteri* (Veitch) A. Braun, App. Ind. Sem. Hort. Berol. 8 (1871); *Selaginella canescens* Fée, Cr. vasc. Br. 2: 99, no. 11, t. 108 (1872–73); *Selaginella brownii* Bull., Cat. (1875), 152, nomen, ex Stansfield, The Garden 13: 415 (1878); *Selaginella azorica* Baker, Journ. Bot. 1883: 213 (1883); *Selaginella kraussiana* var. *brownii* Hort. ex G. Nicholson, Dict. Gard. 3: 409 and 411 (1887); *Lycopodioides azorica* (Baker) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 1: 825 (1891); *Lycopodioides kraussiana* (Kunze) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1–2: 826 (1891); *Lycopodioides poulteri* (Veitch) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 1: 827 (1891); *Didiclis kraussiana* (Kunze) Rothm., Fedde, Repert. Spec. Nov. 54: 71. (1944); *Didiclis poulteri* (Hort. Veitch) Rothm., Fedde, Repert. Spec. Nov. 54: 71 (1944).

Opisując nowy gatunek widliczki Kunze włączył go do rodzaju *Lycopodium,* zgodnie z systemem Linneusza. Późniejsze próby klasyfikacji wewnątrzrodzajowej powodowały, że gatunek ten był lokowany w różnych rodzajach, lecz te ujęcia nie zostały zaakceptowane. Obecnie jest umieszczony w rodzaju *Selaginella*, podrodzaju *Gymnogynum*. Nazwa gatunkowa upamiętnia Christiana Ferdinanda von Kraussa (1812–1914), dyrektora Muzeum Historii Naturalnej w Stuttgarcie.

Sporofit (Ryc. 2.53) tworzy zwartą darń do 15 cm wys. Pędy grzbietobrzusznie spłaszczone, płożące (15)30–100 cm dł., rozgałęziają się anizodichotomicznie, w dolnej części rozgałęzienia rozsunięte, w górnej gęstsze; pędy pozornie boczne zwykle wznoszące się, tworzą kolejny poziom darni. W łodydze na odcinku pomiędzy rozgałęzieniami zwykle dwie protostele (taka struktura systemu waskularnego podawana jest m.in. w podręcznikach i kluczach jako typowa u *S. kraussiana*; Forester & Gifford, 1974), jednak w miejscu rozgałęzienia pędu protostele łączą się i tworzą pojedynczy cylinder tkanek waskularnych (Gola & Jernstedt, 2016; Webster & Steeves, 1964). Mikrofile dimorficzne, trofofile żywozielone, gęściej rozmieszczone w częściach szczytowych pędów, trofofile boczne większe niż grzbietowe (anizofilia), nachodzące dachówkowato, wydłużonolancetowate, zaostrzone na szczycie, ząbkowane na brzegach (ząbki cienkie), w dolnej części pędu mogą być dość odlegle rozsunięte; mikrofile grzbietowe 2–3× mniejsze, przylegające, ukośnie jajowate, w nasadzie półsercowate, długozaostrzone na szczycie; sporofile w czterech rzędach, jajowate, długozaostrzone na szczycie, ząbkowane, o wyraźnym kilu. Makrosporofile większe niż mikrosporofile, cztery, w tym jeden duży z zarodnią, pozostałe sterylne, dwa z nich podobne do trofofili; skupienie makrosporofili wyraźnie widoczne u podstawy kłosa. Strobile pojedyncze, siedzące na szczytach pędów, wąskie, na przekroju kwadratowe, często lekko zakrzywione na szczycie, 10–20 mm dł., 1–2 mm śr., wyraźnie odcinające się od części płonnej (brak strefy przejściowej); makrosporangium zwykle jedno, rzadko dwa w kłosie; makrospory białe, mikrospory pomarańczowe, stąd mikrosporangia ciemniejsze.

Liczba chromosomów: diploid, 2n = 20 (Obermayer *et al.*, 2002; Rice *et al.*, 2015), 2n = 3x = 30 i 2n = 4x = 40 (Obermayer *et al.*, 2002).

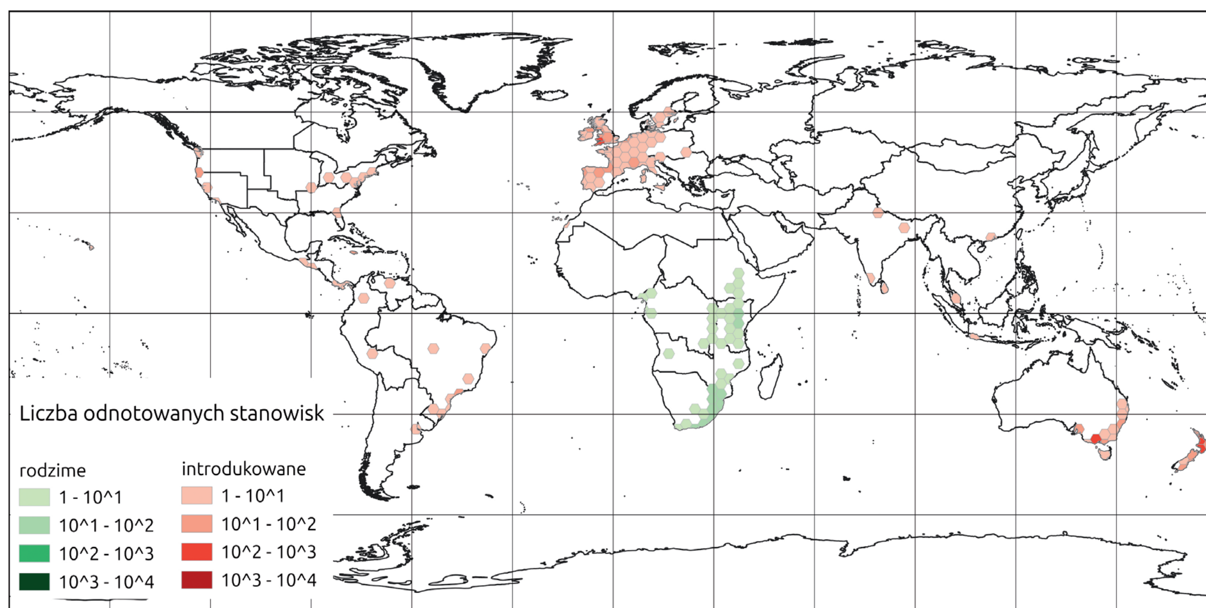


Ryc. 2.53. *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Br. z uprawy w Ogrodzie Botanicznym Uniwersytetu Wrocławskiego: a – darń, b – anizodichotomicznie rozgałęziający się pęd kolonizujący, c – pędy z powstającymi kłosami zarodnionośnymi, d – kłos zarodnionośny, e – szczytowy fragment pędu z rozgałęzieniem anizodichotomicznym, f – zasuszony pęd *S. kraussiana,* żółta strzałka wskazuje ciemny pierścień charakterystyczny dla dawniej wyróżnianej sekcji *Articulatae* Spring, brak jednak takiego pierścienia na młodszym rozgałęzieniu tego samego pędu (biała strzałka). Autorzy zdjęć: a–d – Ewa Szczęśniak, e–f – Edyta Gola

Zmienność wewnątrzgatunkowa: gatunek bardzo zmienny morfologicznie, lecz bez wyróżnianych niższych taksonów. Wyprowadzono liczne odmiany handlowe utrzymywane drogą wegetatywną. Uprawiane są m.in. 'Aurea' o zielonożółtych mikrofilach, 'Gold Tips' o żółtych końcówkach pędów, 'Brownii' o wolnym wzroście i zwartym, kępiastym pokroju oraz 'Variegata' ('Frosty') o pędach z jaśniejszymi (białawymi) końcami.

Biologia i ekologia: w naturalnym zasięgu gatunek preferuje siedliska o wysokiej wilgotności, rośnie na odsłoniętej glebie na brzegach rzek, jezior, na wilgotnych łąkach. Nie toleruje suszy, wymaga podłoża i powietrza o wysokiej wilgotności. Na terenach poza zasięgiem rośnie na wilgotnych siedliskach antropogenicznych: trawnikach, brzegach pól, wzdłuż dróg i torowisk, jest dość odporny na mróz (do -15°C; Sazarin *et al.*, 2013; Van Rompu, 2010).

Zasięg geograficzny: gatunek rodzimy w pd. i wsch. Afryce i Makaronezji. Populacje zbiegłe z uprawy były notowane na wszystkich kontynentach poza Antarktydą. W Europie notowany m.in. w Wielkiej Brytanii (wprowadzony w 1878 r., w 1917 r. odnotowany w Kornwalii i Irlandii jako zdziczały, obecnie kilkaset stanowisk (*Online atlas of the British and Irish Flora*; https://plantatlas.brc.ac.uk/; Watson & Dallwitz, 2007), w pn. Włoszech, Belgii (Dostál, 1984c), Niemczech (Sarazin *et al.*, 2013). Weryfikacja materiałów zielnikowych wykazała, że w latach 50. zebrano go również w zach. Ukrainie, w Karpatach Wsch. (Shalimov, 2022; Ryc. 2.54).



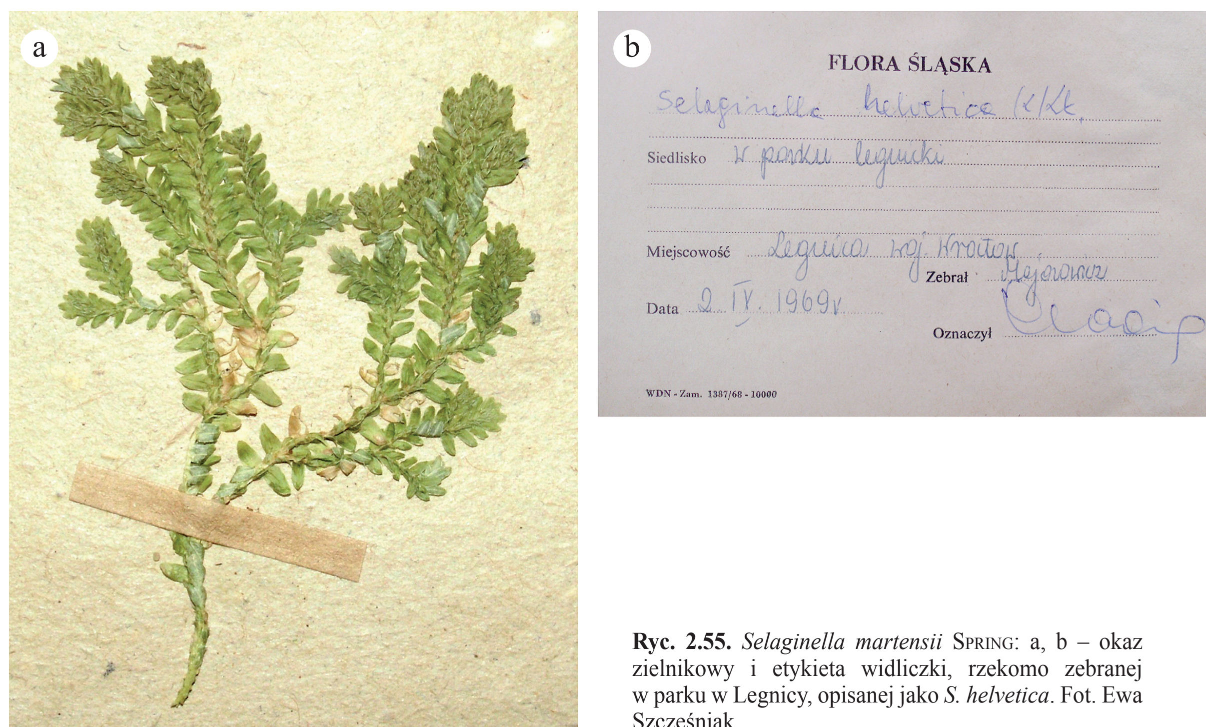
Ryc. 2.54. Mapa rozmieszczenia *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Br. na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)

Rozmieszczenie w Polsce: dotychczas wyłącznie w uprawie. W uprawie szklarniowej częsty, czasem jest uporczywym chwastem, uprawiany także w tzw. ogrodach w butelce; w gruncie dość rzadko, w łagodne zimy może zimować w pn.-zach. i zach. Polsce.

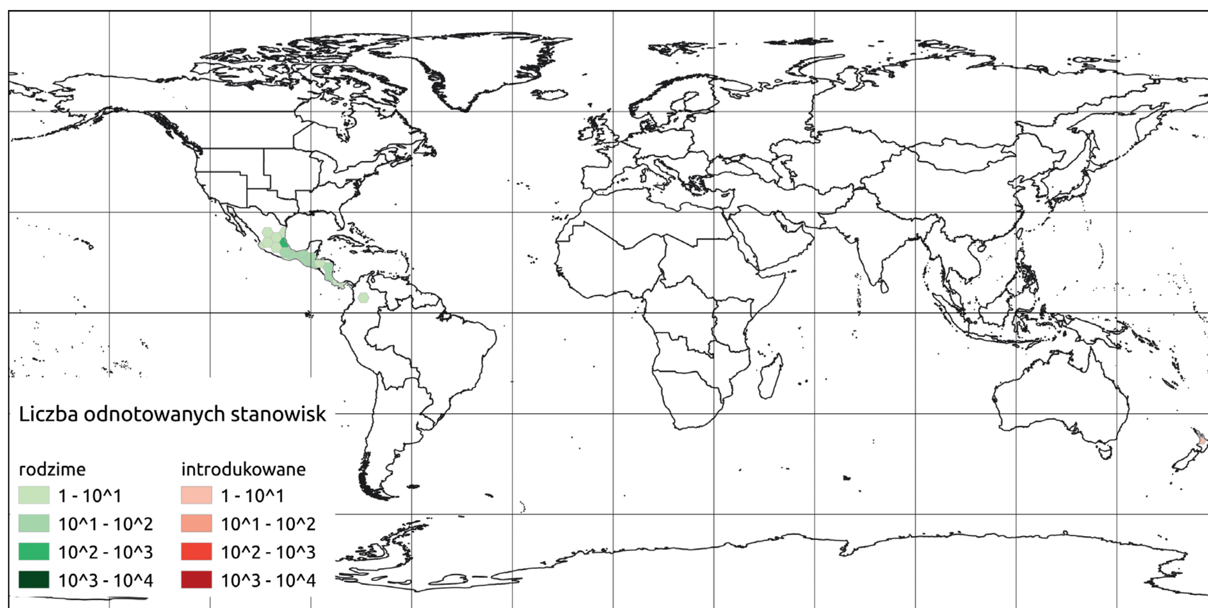
Substancje zapasowe i metabolity: pod względem metabolitów gatunek sporadycznie badany. Zidentyfikowano cukier selaginozę i biflawonoidy: amentoflawon oraz hinikiflawon (Almeida *et al.*, 2013).

Zastosowania: popularna roślina ozdobna.

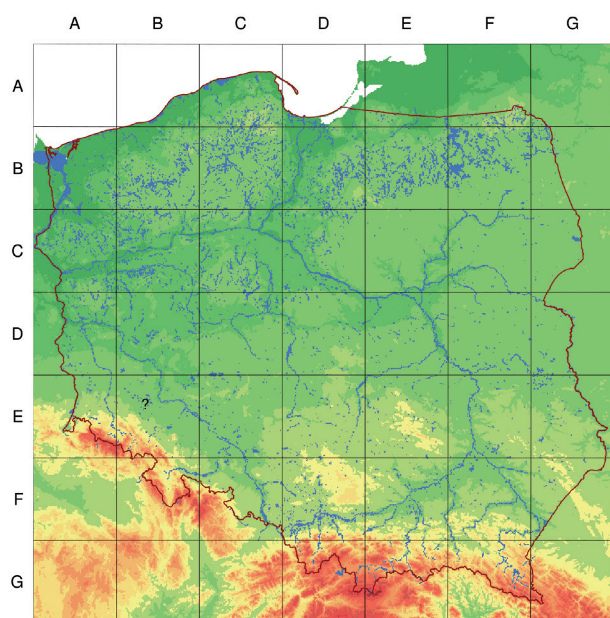
Kategoria zagrożenia i ochrona prawna: w Polsce gatunek obcy, nieklasyfikowany jako zagrożony, niepodlegający ochronie.



Ryc. 2.55. *Selaginella martensii* Spring: a, b – okaz zielnikowy i etykieta widliczki, rzekomo zebranej w parku w Legnicy, opisanej jako *S. helvetica*. Fot. Ewa Szczęśniak



Ryc. 2.56. Mapa rozmieszczenia *Selaginella martensii* Spring na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)

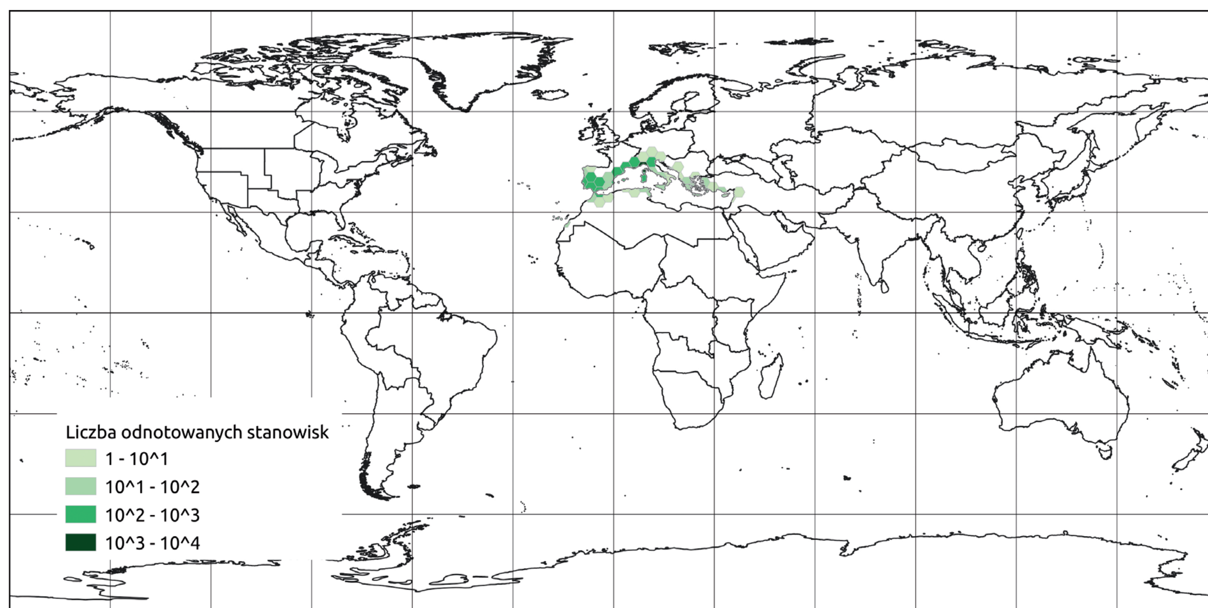


Ryc. 2.57. Mapa rozmieszczenia *S. martensii* Spring w Polsce

******Selaginella martensii* Spring – Widliczka Martensa**

W zbiorach KRAM Jerzy Kruk (informacja ustna) znalazł arkusz zielnikowy, zawierający okazy zebrane 2.09.1969 r. w Legnicy w parku i oznaczone jako *S. helvetica* (*leg.* Majorowicz, KRAM 00016343-V) (Ryc. 2.55). Oznaczenie nie zostało przez nas potwierdzone, cechy morfologiczne wskazują na *S. martensii*. Jest to gatunek rodzimy w Ameryce Środkowej i pd. części Ameryki Pn. (Ryc. 2.56). Występuje w ekosystemach tropikalnych, jest rośliną o dużych wymaganiach wilgotnościowych i termicznych. Ze względu na atrakcyjny wygląd jest często uprawiany w szklarniach, zwłaszcza odmiana 'Jori' o jasnych szczytach pędów. Dotychczas nie ma informacji o jego pojawach lub naturalizacji w Europie. Polskie wystąpienie tego gatunku jest bardzo wątpliwe. Prawdopodobnie zebrana roślina pochodziła z nasadzenia lub z uprawy domowej – okaz jest w bardzo dobrym stanie, bez żadnych zaschnięć i uszkodzeń, co dla rośliny o tak wysokich wymaganiach wilgotnościowych w naszym klimacie w uprawie zewnętrznej jest niemożliwe (gatunek nie toleruje przesuszenia, wysuszających wiatrów i niskich temperatur).

Selaginella martensii należy do subgen. *Stachygynandrum*. Cechą wyróżniającą płonne okazy jest budowa mikrofili: trofofile grzbietowe są owalne do niemal okrągłych, z wyraźnie zaznaczonym nerwem, wyciągniętym poza obrys mikrofila i nielicznymi wydłużonymi ząbkami u nasady, trofofile brzuszne tępo zakończone, z wyraźnymi komórkami brzeżnymi (por. Dengler, 1980, 1983). Gatunek wolno rosnący, tworzący gęste, wielopiętrowe, krzaczkowate darnie. Występuje u niego aktywny mechanizm wyrzucania mikro- i makrospor. Mikrospory wyrzucane są na odległość 5–6 cm, a makrospory do 65 cm od rośliny macierzystej (Schneller *et al.*, 2008).



Ryc. 2.58. Mapa rozmieszczenia *Selaginella denticulata* (L.) Spring na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)

****Selaginella denticulata* (L.) Spring – Widliczka śródziemnomorska**

Gatunek śródziemnomorski (Ryc. 2.58), przywożony do Polski przez przypadkowe osoby (pamiątka z wakacji?), szczególnie dotyczy to roślin rosnących na słońcu i przebarwionych na czerwony kolor. Od pozostałych widliczek, spotykanych w Europie, różni się kształtem mikrofili – są one znacznie szersze w stosunku do długości niż u pozostałych gatunków, jajowate do szerokotrójkątnych; pędy są gęsto ulistnione, silnie płożące i przylegające do podłoża. Gatunek ciepłolubny, w Polsce nie zimuje, niestwierdzany poza naturalnym zasięgiem.

2.3. Rząd: Isoëtales Prantl – Poryblinowce

Isoëtales Prantl, Lehrb. Bot.: 116, 125 (1874)

Józef Szmeja

Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii, Katedra Ekologii Roślin

Rząd roślin siostrzany dla Selaginellales, z którymi tworzy klad widłaków różnozarodnikowych (PPG I, 2016). Rozdzielenie tych dwóch linii miało miejsce w dewonie, 386–360 (375) mln lat temu (Pereira *et al.*, 2017). W przeszłości obejmował przynajmniej trzy rodziny (†Chaloneriaceae, Isoëtaceae, †Pleuromeiaceae; Naugolnykh, 2013; Pigg & Rothwell, 1983a, 1983b), obecnie monotypowy (rodzina Isoëtaceae, rodzaj *Isoëtes*; Larsén & Rydin, 2016; PPG I, 2016).

Rodzina Isoëtaceae Dumort. – Poryblinowate

Isoëtaceae Dumort., Anal. Fam. Pl.: 67 (1829)

Rodzaje kopalne zaliczane do Isoëtaceae pojawiają się od triasu: †*Tomiostrobus* (wczesny trias, 251,9–247,2 mln lat), †*Nathorstiana* (wczesna kreda, 145–100,5 mln lat) oraz †*Isoëtites* (późna kreda, 100,5–66 mln lat; Retallack, 1997; Sharma, 2012; Willis & McElwain, 2010) i są morfologicznie mało zmienne.

Współcześnie rodzina reprezentowana jest tylko przez rodzaj *Isoëtes* L., choć do niedawna wydzielano południowoamerykański rodzaj *Stylites* Amstutz (*S. andicola* (Amstutz) L. D. Gómez i *S. gemmifera* Rauh.). *Stylites* wyróżniono na podstawie cech morfologicznych, m.in. dłuższej łodygi, lecz współczesne badania genetyczne nie potwierdzają jego odrębności (Larsén & Rydin, 2016; PPG I, 2016).

7. Rodzaj Isoëtes L. – Poryblin

Isoëtes L., Sp. Pl. 2: 1100 (1753)
gatunek typowy: *Isoëtes lacustris* L., Sp. Pl. 2: 1100 (1753)

Rodzaj kosmopolityczny, notowany od rejonów subarktycznych aż po tropikalne, występuje też w pasmach górskich, niepodawany tylko z Arktyki i wysp zach. Pacyfiku. Współcześnie obejmuje ok. 250 gatunków (Mabberly, 2017; Pereira *et al.*, 2017; PPG I, 2016; Troìa *et al.*, 2016). Część z nich ma szerokie rozmieszczenie, lecz większość to gatunki endemiczne, często o bardzo ograniczonym zasięgu. Za centrum zróżnicowania taksonomicznego uważa się Amerykę Pd., gdzie dotychczas stwierdzono 64 gatunki (Pereira *et al.*, 2017; Troìa *et al.*, 2016). Skamieniałości typowych przedstawicieli *Isoëtes* (skrócona łodyga z korzeniami i rozetą wąskich

Szmeja, J. (2023). 2.3. Rząd: Isoëtales Prantl – Poryblinowce. W: E. Szczęśniak, E. M. Gola, & E. Zenkteler (Red.) (2023). Lykopodiofity Polski – Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales. *Monographiae Botanicae*, 110, 161–170, Polish Botanical Society. https://doi.org/10.5586/978-83-963503-9-8

mikrofili na wierzchołku) są znane od jury. Podział w obrębie rodzaju zaszedł w późnej jurze 154–145(147) mln lat temu i wówczas oddzieliła się grupa gatunków związanych z Gondwaną, obejmująca gatunki półkuli pd., oraz Laurazją, obejmująca gatunki półkuli pn. (Pereira *et al.*, 2017).

Nazwa rodzaju pochodzi od grec. *isos, etes* = stały, niezmienny, w znaczeniu: cały rok wyglądający tak samo, nawet zimą zielony.

Porybliny są wieloletnimi roślinami wodnymi, wodno-lądowymi lub lądowymi siedlisk podmokłych (Reed, 1953; Tryon & Tryon, 1982), mało zróżnicowanymi morfologicznie i genetycznie, mimo starego pochodzenia i szerokiego rozprzestrzenienia (Larsén & Rydin, 2016). Sporofit długo żyjący, łodyga częściowo zagłębiona w podłożu, skrócona i bulwiasta, o bardzo ograniczonym wzroście. Wewnątrz łodygi znajduje się kolumna drewna (ksylemu), która u dołu rozszerza się i tworzy 2–4 wyrostki. Na powierzchni ksylemu tworzy się cienki pokład łyka, otoczony przez miazgę (kambium). Kambium wytwarza do wewnątrz elementy przewodzące, natomiast na zewnątrz miękisz kory. Ponieważ przyrost kory jest szybszy niż tkanek przewodzących, zewnętrzne i najstarsze jej warstwy odpadają, w rezultacie podczas starzenia się rośliny średnica bulwiastej łodygi zwiększa się tylko nieznacznie (Podbielkowski *et al.*, 1986; Szweykowska & Szweykowski, 2012). Korzenie brązowawe, niekiedy dichotomicznie rozgałęzione, ślady korzeniowe (pasma tkanki waskularnej zaopatrujące korzenie) powstają z wyrostków kolumny drewna. Mikrofile wyrastają spiralnie z górnej części łodygi, zebrane są w gęstą rozetę. Przeważnie są sztywne, długie, szydlaste, u podstawy wyraźnie rozszerzone, na przekroju poprzecznym półokrągłe, z częścią nasadową oddzieloną rowkiem (*fovea*), którego krawędź jest przekształcona w cienką i błoniastą narośl (*velum*). Nad rowkiem obecna jest struktura w kształcie języczka (*ligula*). Mikrofile mają pojedyncze wiązki przewodzące z kolateralnie ułożonym drewnem i łykiem oraz cztery kanały powietrzne (dwa grzbietowe, dwa brzuszne). U podstawy dojrzałych sporofili, w zagłębieniu rozszerzonej nasady, poniżej języczka, tworzą się zarodnie. Sporangia elipsoidalne, 4–7 mm w dłuższej osi, rozdzielnopłciowe, żeńskie (makrosporangia) rozmieszczone w obwodowej części rozety, męskie (mikrosporangia) bliżej jej środka. Zarodniki męskie (mikrospory) bardzo liczne, galaretowate, drobne i gołym okiem niewidoczne, żeńskie (makrospory) znacznie większe (nawet > 1 mm), widoczne gołym okiem, mniej liczne, ornamentowane, guzkowate, rzadziej gładkie lub okolcowane; typ urzeźbienia ściany makrospor jest zróżnicowany i rozróżnialny pod lupą. Gametofity bezzieleniowe, silnie zredukowane, rozwijają się wewnątrz ściany zarodnika (gametofity endosporyczne). W mikrosporze, na gametoficie męskim, powstaje kilkukomórkowa plemnia z czterema wielowiciowymi plemnikami. Plemniki uwalniane są z plemni po degeneracji ścian mikrospory i komórek ściennych plemni. W makrosporze rozwija się przedrośle z rodniami. Ściana makrospory pęka wzdłuż trójdzielnego szwu nad rodniami, których szyjki wystają poza ścianę zarodnika, co umożliwia zapłodnienie komórki jajowej. Wzrost i rozwój gametofitów u obu polskich gatunków przebiega podobnie (Mabberly, 2017; Podbielkowski *et al.*, 1986; Szweykowska & Szweykowski, 2012). Przypuszcza się, że oprócz wody czynnikami odpowiadającymi za transport gamet i dyspersję poryblinów, mogą być ptaki wodne, ślimaki, dżdżownice, być może jeszcze inne organizmy (Larsén & Rydin, 2016).

Głównymi cechami diagnostycznymi poryblinów są tekstura i wielkość makrospor oraz struktura *velum.* Do identyfikacji gatunków często niezbędna jest mikroskopowa analiza morfologii zarodników; uwzględnia się również rozmieszczenie geograficzne i atrybuty siedlisk. Zarodniki mają wysokie walory bioindykacyjne w badaniach paleobotanicznych i paleoekologicznych. W utworach czwartorzędowych są na ogół dobrze zachowane (Granoszewski, 2003; Hjelmroos-Ericsson, 1981; Kupryjanowicz *et al.*, 2015; Milecka, 2005; Święta & Latałowa, 2003).

Podstawowa liczba chromosomowa x = 11; większość gatunków lądowych i o wąskim rozmieszczeniu jest diploidalna (Troìa, 2001). W obrębie rodzaju *Isoëtes* często tworzą się poliploidy (ponad połowa gatunków; Troìa, 2001); są to głównie alloploidy (Mabberly, 2017). Poliploidy są szeroko rozpowszechnione i częstsze niż diploidy (Liu *et al.*, 2004).

Siedliska poryblinów (jeziora, rzeki, strumienie i mokradła, łącznie z ich obrzeżami) podlegają różnej, często silnej presji człowieka (Bagella & Caria, 2013; Barni *et al.*, 2013; Murphy, 2002). Stopień zagrożenia gatunków z rodzaju *Isoëtes* nie został w pełni rozpoznany. Część z nich

(26 gatunków) umieszczono na światowej czerwonej liście zagrożonych gatunków w wysokich kat. zagrożenia (IUCN, 2023). W Polsce odnotowano dwa gatunki poryblinów.

Klucz do oznaczania gatunków

1. Mikrofile sztywne, łamliwe i ciemnozielone, 8–15(30) cm dł., makrospory bruzdowane, listwowane i brodawkowane ....**15. *I. lacustris*** L. – **P. jeziorny**
1.* Mikrofile wiotkie, jasnozielone lub żółtozielone, 5–13(27) cm dł., makrospory pokryte cienkimi i łamliwymi kolcami ....**16. *I. echinospora*** Durieu – **P. kolczasty**

15. *Isoëtes lacustris* L. – Poryblin jeziorny

Isoëtes lacustris L., Sp. Pl. 2: 1100 (1753)

Lektotyp: Herb. Linn. No. 1256.1 (LINN), Fuchs in Beih., Nova Hedwigia 3: 30, f. 10 (1962). **Synonimy:** *Isoëtes setacea* Lam., Encycl. 3: 314 (1789); *Isoëtes tenella* Léman ex Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6: 179 (1827); *Isoëtes macrospora* Durieu, Bull. Soc. Bot. France 11: 101 (1864); *Isoëtes atrovirens* Th. Fr., Bot. Notis. (1863): 48 (1865); *Isoëtes moorei* D. Moore, J. Bot. (London) 16 (n. s. 7): 353, t. 199 (1878); *Isoëtes leiospora* Klinggräff, Schrift. Nat. Ges. Danzig 6 (1): 20 (1884); *Calamaria lacustris* (L.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 828 (1891); *Calamaria setacea* (Lam.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 828 (1891); *Isoëtes ×brochonii* Motelay, Actes Soc. Linn. Bord. 45: 45 (1892); *Isoëtes hieroglyphica* A. A. Eaton, Fernwort Papers 10 (1900); *Isoëtes macrospora* Durieu f. *hieroglyphica* (A. A. Eaton) N. Pfeiff., Ann. Missouri Bot. Gard. 9: 194 (1922). Jako synonimy *Isoëtes lacustris* Hassler (2023) podaje ponadto 38 niższych taksonów (subsp., var.).

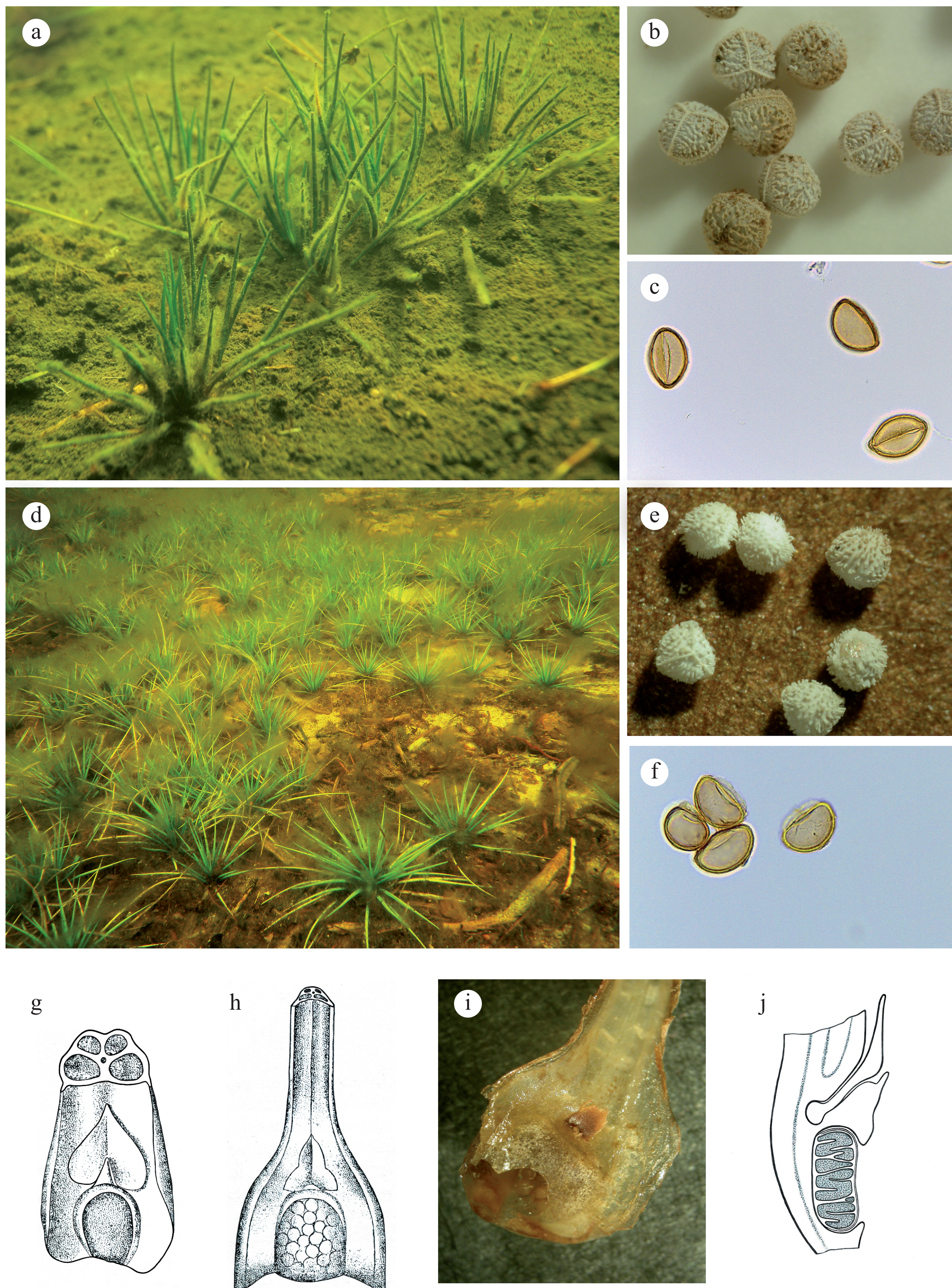
Nazwa linneuszowska pozostaje nazwą ważną; epitet gatunkowy pochodzi z łac. *lacuster*, *lacustris* = jeziorny, rosnący w jeziorze i odnosi się do siedliska gatunku, nazwa polska jest jej tłumaczeniem.

Sporofit (Ryc. 2.59 a–c, g, i, j) podwodny, zakotwiczony w limnicznym (jeziornym) podłożu, młody (juwenilny) drobny, z nielicznymi (2–5), sterczącymi, włosowatymi mikrofilami 10(25) mm dł., dojrzały wieloletni, zimozielony, tworzący wyraźną rozetę sztywnych mikrofili. Łodyga skrócona (bulwiasta), 12–15 mm śr., twarda, od góry wklęsła, ze spiralnie ułożonymi mikrofilami, od dołu kulista, z 3–5(7) bruzdami promieniście rozchodzącymi się na powierzchni, z licznymi brązowawymi, prześwitującymi korzeniami, część z nich dichotomicznie rozgałęziona (Dostál, 1984a). Mikrofile zebrane w rozetę, 8–15(30–40) cm dł., 2–3 mm szer., szydlaste, ich wierzchołek zaostrzony, sztywne, kruche, łamliwe, ciemnozielone, w przekroju poprzecznym półokrągłe, po stronie doosiowej rynienkowate, o krawędziach zaokrąglonych, u podstawy rozszerzone. U dorosłych osobników zwykle kilkadziesiąt (do 70), rzadziej więcej, wyjątkowo do 200 mikrofili, wszystkie są sporofilami z zarodniami na różnym etapie rozwoju: część zarodni może być już pusta, a część może zawierać jeszcze niedojrzałe zarodniki (Vöge, 2006). *Velum* pokrywa do ⅓ zagłębienia (jamki) z zarodniami, ligula dłuższa niż szeroka (Dostál, 1984a). Zarodnie rozdzielnopłciowe, zebrane po kilka w zagłębieniach u podstawy dojrzałych sporofili, żeńskie w częściach zewnętrznych rozety, męskie wewnątrz rozety. Makrosporangia wytwarzają ok. 100 białawych makrospor, natomiast mikrosporangia bardzo liczne, drobne mikrospory. Makrospory widoczne gołym okiem, 0,6–0,7(0,9) mm śr., szarawobiałe, kuliste, tetraedryczne, z trójdzielnym szwem (*trilete*), bruzdowane, listwowane i brodawkowate. Mikrospory brązowe, niemal przezroczyste, galaretowate, 33–45 µm śr., słabo nerkowate, jednoszwowe (*monolete*), widoczne pod mikroskopem; zarodniki dojrzewają latem i jesienią. **Gametofity** typowe dla rodzaju.

Liczba chromosomów: dekaploid, 2n = 10x = 110 (Mabberly, 2017).

Zmienność wewnątrzgatunkowa: zmienność geograficzna *I. lacustris* jest niewielka (Kott & Britton, 1983; Hickey *et al.*, 1989). Północnoamerykański *I. macrospora* Durieu ujmowany jest jako odrębny gatunek (POWO, 2023) lub uznawany za synonim *I. lacustris* (Mabberly, 2017; Hassler, 2023). W obu przypadkach są to dekaploidy, morfologia mikrofili i zarodników jest podobna.

Zmienność lokalnosiedliskowa *I. lacustris* jest znaczna. W płytkim litoralu jezior (do głębokości 1 m), w miejscach często i intensywnie erodowanych przez fale i dobrze oświetlonych, na podłożu minerogenicznym, a także na siedliskach słabo uwodnionych, dorosłe osobniki są



Ryc. 2.59. *Isoëtes lacustris* L.: a–c, a – pokrój, Pojezierze Kaszubskie, Jezioro Wygoda, głębokość 2,8 m, lipiec 2015 r., b – makrospory, c – mikrospory. *Isoëtes echinospora* Durieu: d–f, d – pokrój, Pojezierze Kaszubskie, Jezioro Jelenie Duże, głębokość 1,2 m, lipiec 2016 r., e – makrospory, f – mikrospory; g–i – nasadowa część sporofila z zarodniami, j – przekrój przez sporofil z zarodniami, g, i, j – *I. lacustris*, h – *I. echinospora*. g, h, j – wg Wettstein, 1823, zmodyfikowane. Autorzy zdjęć: a – Józef Szmeja, b–c, e–f – materiały Katedry Ekologii Roślin UG, d, i – Marek Merdalski

niskie (5–8 cm wys.), rozety utworzone z niewielu mikrofili (13–18), często łukowato odgiętych w dół, z 30–40 makrosporami w makrosporangium. W głębokim litoralu (od 3 do 5 m) na podłożu mineralno-organicznym, silnie uwodnionym, słabiej oświetlonym i bez istotnych zaburzeń hydrodynamicznych, dorosłe rośliny są wyższe, 12–15(30) cm wys., rozety utworzone z wielu (20–55) wyprostowanych i lekko na boki rozchylonych mikrofili, z 100–120(150) makrosporami w makrosporangium. Wielkość i pokrój dorosłego osobnika oraz zmienność cech morfologicznych jest wysoce zależna od jego lokalizacji w gradiencie pionowym jeziora, a płodność (liczba makrospor na osobniku) jest funkcją dorodności rośliny (Szmeja, 1992).

W oparciu o zmienność siedliskową wyróżniano liczne niższe taksony. Hassler (2023) podaje 38 podgatunków i odmian wyróżnianych w obrębie *I. lacustris*, obecnie synonimizowanych z gatunkiem i nie mających wartości taksonomicznej.

Mieszańce: *I. lacustris* × *I. echinospora* = *I.* ×*hickeyi* W. C. Taylor & Luebke (Prelli & Boudrie, 2001); na terenie Polski dotychczas nienotowany.

Biologia i ekologia: roślina wodna, zimno- i światłolubna, zakotwiczona w podłożu, wchodząca w skład bentosu, wieloletnia, zimozielona, o rozetowej formie wzrostu (isoetid). Gatunek występuje na głębokości (0,3)2,0–5,0(6,5) m w jeziorach miękkowodnych, tzn. ubogich w rozpuszczone sole, zwłaszcza wapnia (< 7,0 mg Ca/L), z reguły kwaśnych lub co najwyżej lekko zasadowych (pH 4,5–6,7), a przy tym jałowych (oligo- lub mezotroficznych) i umiarkowanie zasobnych w substancje humusowe (wczesne stadia jezior dystroficznych). Głównym siedliskiem tego gatunku są tzw. jeziora lobeliowe. Podłoże fitolitoralu takich jezior jest przeważnie kwaśne, mineralno-organiczne, silnie uwodnione, dość dobrze natlenione i oświetlone, na ogół wolne od presji falowania wiatrowego lub innych sił hydrodynamicznych. Transmisja światła fotosyntetycznie aktywnego (PAR) do siedlisk *I. lacustris* jest wysoce zależna od głębokości ich usytuowania w jeziorach, także od stężenia auto- i allochtonicznych substancji humusowych oraz intensywności rozwoju fitoplanktonu: wiosną i jesienią toń jest na ogół przejrzysta, zimą przenikanie światła jest tłumione przez pokrywę lodową z warstwą śniegu, latem głównie przez nitkowate i porośłowe (epifityczne) glony (Banaś, 2016; Szmeja, 1992, 2006; Szmeja *et al.*, 1997). Liczby wskaźnikowe: L 3–4, T 2–3, H 6, R 2–4, Tr 1, S 0.

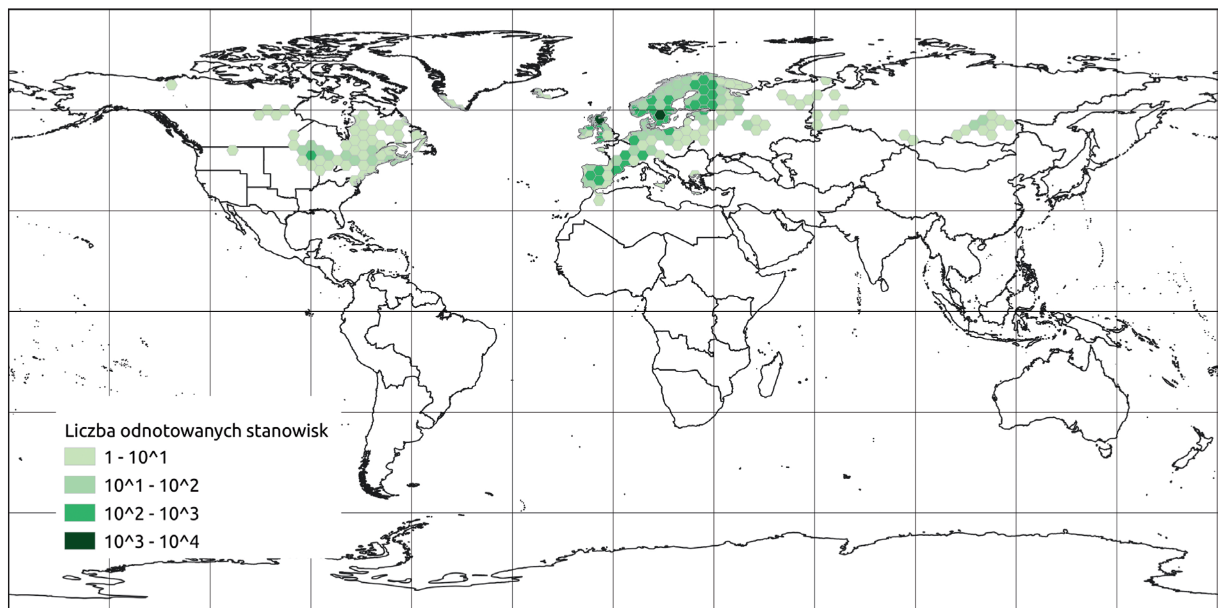
Gatunek rozprzestrzenia się przez zarodniki, choć odnotowano także wytwarzanie wegetatywnych rozmnóżek zamiast zarodni (Page, 2004). Zarodniki są uwalniane i rozprzestrzeniane po rozłożeniu ścian makro- i mikrosporangiów. Makrospory mogą być wytwarzane w ciągu całego roku, jeśli temperatura przekracza 10°C. Mikrospory rozwijają się wiosną i wczesnym latem, krótszy czas tworzenia jest rekompensowany ich olbrzymią liczbą (do 100 000 w mikrosporangium). Większość uwalniana jest latem i jesienią, pozostałe latem następnego roku. Jeśli sporofile ulegną oderwaniu, dryfujące z nimi zarodniki mogą rozprzestrzeniać się na dużej powierzchni; jeśli sporofile pozostaną na łodydze, zarodniki wówczas uwalniane są w najbliższym otoczeniu rośliny macierzystej. Rośliny zimują, mając niewielką rezerwę obu typów zarodników. Młode rośliny często pojawiają się w obrębie rodzicielskiego okazu (Vöge, 2006). Osobniki mogą występować w bardzo dużym zagęszczeniu (do 50 roślin na 100 cm^2; Dostál, 1984a). Po silnych burzach na brzegach zbiorników często wyrzucane są duże ilości wyrwanych poryblinów (Page, 2004). Wielkość poszczególnych populacji na terenie Polski jest zróżnicowana: szacuje się, że populacje liczne stanowią 20–25% liczby stanowisk, dość liczne ok. 50%, nieliczne i szczątkowe 25–30%.

Zbiorowiska roślinne: składnik zbiorowisk z All. *Lobelion dortmannae* (O. *Littorelletalia uniflorae*, Cl. *Littorelletea uniflorae*). Płaty z jego udziałem zaliczano do *Isoëto-Lobelietum dortmannae* (Koch 1926) R. Tx. 1937 em. Dierssen 1975, z czterema zbiorowiskami w randze podzespołów: *I.-L. isoëtetosum lacustris*, *I.-L. lobelietosum*, *I.-L. littorelletosum* oraz *I.-L. typicum* (Szmeja & Clèment, 1990). Pierwszy z podzespołów (*I.-L. isoëtetosum lacustris*) występuje w głębokim fitolitoralu jezior lobeliowych (2–6 m), dominantem jest *I. lacustris*, któremu w kwaśnych jeziorach z reguły towarzyszą podwodne mszaki, zwłaszcza *Sphagnum denticulatum* Brid. i *Warnstorfia exannulata* (Schimp.) Loeske, natomiast w jeziorach o odczynie zbliżonym do obojętnego przeważnie *Chara globularis* Thuiller (syn. *Ch. fragilis* Desv.) i/lub *Nitella flexilis* (L.) Agardh. Płytki fitolitoral [0,1–2,0(2,5) m] zajmują fitocenozy trzech pozostałych podzespołów z częstym, choć nielicznym udziałem *I. lacustris*. W podzespole *I.-L. lobelietosum* dominantem jest *Lobelia dortmanna* L., fitocenozy *I.-L. littorelletosum* są zdominowane przez *Littorella uniflora* (L.) Asch. Podzespół typowy (*I.-L. typicum*) stanowi kombinację wszystkich

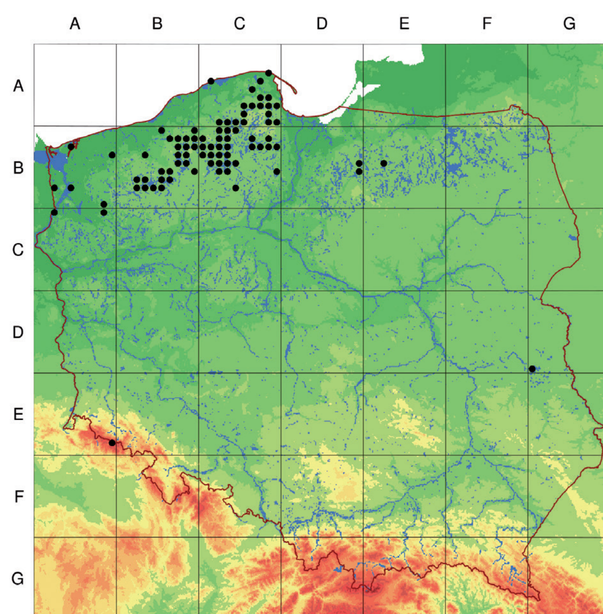
lub większości wyżej wymienionych gatunków roślin, w niektórych pomorskich jeziorach z dość licznymi populacjami *Luronium natans* (L.) Raf., *Myriophyllum alterniflorum* DC. i *Sparganium angustifolium* Michx. oraz nielicznymi *I. echinospora* i *Ranunculus reptans* L. (Banaś, 2016; Szmeja & Clèment, 1990).

Zasięg geograficzny: gatunek borealno-górski, występuje w Europie i Ameryce Pn. (pn., środkowa i wsch. Kanada, pn.-wsch. stany USA; Taylor *et al.*, 1993); w Europie najwięcej stanowisk w pn. i pn.-zach. części (Półwysep Skandynawski, Półwysep Jutlandzki, pn. i pn.-zach. część Wysp Brytyjskich i Irlandii), rozproszone stanowiska od Hiszpanii po Ukrainę i państwa nadbałtyckie (Hultén & Fries, 1986; Jalas & Suominen, 1972), wg POWO (2023) aż po zach. Syberię, oderwane stanowiska we wsch. Syberii. Część stanowisk leży w górach (Alpy, Góry Skandynawskie, Masyw Centralny, Pireneje, Szwarcwald, Wogezy), 600–2300 m n.p.m. (Casper & Krausch 1980; Tison & de Foucault, 2014); Ryc. 2.60.

Rozmieszczenie w Polsce: występował głównie na pn., oderwane stanowiska w Karkonoszach i na Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim (Ryc. 2.61). Obecnie występuje w 127 jeziorach. Niemal wszystkie stanowiska (123) na Pojezierzu Pomorskim (większość w pasie wzniesień moren czołowych oraz równin sandrowych i na pd. od tych wzniesień), trzy na Pojezierzu Mazurskim (Jezioro Czarne, Jezioro Długie koło Ostródy i Jezioro Tyrsko w Olsztynie), jedno w Karkonoszach (Wielki Staw, 1230 m n.p.m.; Gos & Bociąg, 2003; Szmeja, 1988a, 1996, 2014a). Stanowiska na Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim zanikły. W Polsce uznawany za relikt glacjalny (Czubiński, 1950). Za wyjątkiem Wielkiego Stawu w Karkonoszach występuje w jeziorach polodowcowych powstałych podczas deglacjacji lądolodu ostatniego zlodowacenia i uformowanych w pierwotnej postaci około 11,5 tys. lat temu. Geneza północnopolskich jezior z *I. lacustris* jest



Ryc. 2.60. Mapa rozmieszczenia *Isoëtes lacustris* L. na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)



Ryc. 2.61. Mapa rozmieszczenia *Isoëtes lacustris* L. w Polsce (Zając & Zając, 2001)

zróżnicowana: są to głównie jeziora wytopiskowe, także resztki (głęboczki) dawnych jezior rynnowych, kotły eworsyjne oraz misy jeziorne o innej lub bardziej złożonej genezie.

Zastosowania: na Pomorzu poryblin jeziorny był dawniej wykładany na stoiskach targowych i sklepowych w celu zabezpieczenia (konserwacji) świeżo złowionych ryb (Hegi, 1906). Był też wykorzystywany, choć rzadko, jako roślina ozdobna w chłodnych akwariach lub jako materiał do celów dydaktycznych.

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: od 1983 r. umieszczany na listach gatunków zagrożonych w Polsce, początkowo jako rzadki R, potem V-VU. W skali Europy i świata niezagrożony (Tabela 5). Notowany na regionalnych listach PGd (VU), K-P (V), DSl (CR) i L (RE) (Tabela 6). Zagrożeniem dla trwałości populacji *I. lacustris* w Polsce jest: eutrofizacja i toksykacja jezior; niewłaściwa gospodarka rybacka, m.in. introdukcja gatunków ryb siedliskowo lub geograficznie obcych; wapnowanie lub użyźnianie jezior oraz dokarmianie ryb dla celów hodowlanych lub wędkarskich; zabudowa zlewni bezpośrednich (najbliższego sąsiedztwa jezior) oraz ich wykorzystywanie dla potrzeb rolnictwa (uprawy roślin, hodowle zwierząt); intensywne użytkowanie jezior dla celów turystyki i wypoczynku; dewastacja strefy filtracyjnej spływu powierzchniowego wokół jezior; niska skuteczność ochrony w niektórych parkach krajobrazowych, użytkach ekologicznych i obszarach chronionego krajobrazu. W XIX i XX w. wyginęło na Pojezierzu Pomorskim co najmniej 30 stanowisk *I. lacustris* oraz dwa na Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim (Szmeja, 1988a, 1996). Szersze badania wykazały, że w wyniku eutrofizacji i/lub zakwaszania wód zmniejsza się głębokość występowania oraz wielkość roślin, przede wszystkim ich łodyg oraz związana z tym liczba korzeni i mikrofili; zmniejsza się też liczba wytwarzanych zarodników. Procesy te są poprzedzane ekspansją glonów, a zmiany prowadzą nawet do zaniku stanowiska. Obecnie dodatkowym i rosnącym zagrożeniem dla tego zimnolubnego gatunku są także zachodzące zmiany klimatyczne (Vöge, 2004).

Ochrona prawna: od 1983 r. objęty w Polsce ścisłą ochroną, od 2014 r. z priorytetem ochrony (Tabela 7). Jego stanowiska podlegają ochronie jako siedlisko Natura 2000 jeziora lobeliowe (kod 3110). Część populacji niżowych jest chroniona w rezerwatach, m.in. Jezioro Iłowatka, Jezioro Szare, Jezioro Piekiełko, Jezioro Kiełpino w województwie zachodniopomorskim, Pełcznica, Jezioro Głęboczko w pomorskim, Jezioro Czarne (Kliniak) w warmińsko-mazurskim, także w PN Borów Tucholskich; jedyna górska populacja znajduje się na terenie Karkonoskiego PN.

16. *Isoëtes echinospora* Durieu – Poryblin kolczasty

Isoëtes echinospora Durieu, Bull. Soc. Bot. France 8: 164 (1861)

Lektotyp: do ustalenia; prawdopodobnie OAC-BIO Herbarium, University of Guelph (Ontario, Canada). Znajduje się tam okaz zielnikowy *Isoëtes echinospora*, zebrany 24 sierpnia 1861 r. przez M. C. Durieu, pochodzący z Herbarium L. Motelay w Bordeaux. **Synonimy:** *Isoëtes braunii* Durieu, Bull. Soc. Bot. France 11: 101 (1864); *Isoëtes muricata* Durieu, Bull. Soc. Bot. France 11: 100 (1864); *Isoëtes boottii* A. Br., Engelm., Gray's Manual, ed. 5, 676 (1867); *Isoëtes ambigua* A. Br., Engelm., Trans. Acad. Sci. St. Louis 4: 380 (1882); *Calamaria echinospora* (Durieu) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 828 (1891). Hassler (2023) podaje ponadto 48 niższych taksonów (subsp. i var.) w różnych ujęciach, obecnie synonimizowanych z gatunkiem.

Historia nazewnictwa tego gatunku jest wyjątkowo skomplikowana. Początkowo był traktowany jako niższy takson w obrębie *I. lacustris*: Hassler (2023) podaje osiem niższych jednostek, będących obecnie synonimami *I. echinospora* (*I. lacustris* var. *crassa* Leman*,* subsp*. curvifolia* (Casp.) Gand.*,* subsp*. echinospora* (Durieu) Syme & N. E. Br., subsp*. echinospora* (Durieu) Hook. Fil., var. *elatior* (Fliche) Mer*,* var. *longifolia* Motel. & Vendr., var. *minor* (A. Br. ex Milde) Motel. & Vendr.*,* var. *recurvata* Motel. & Vendr.); dodatkowo część niższych jednostek w obrębie dawnego *I. tenella* jest synonimizowana z *I. echinospora,* natomiast takson typowy *I. tenella* jest synonimem *I. lacustris*.

Gatunek jako taki został wydzielony przez Michela Charlesa Durieu de Maisonneuve (1796–1878), francuskiego wojskowego i botanika. Nazwa gatunku pochodzi z grec. *echínos* = jeż, jeżowiec i *spóros* = siew, nasienie, zarodek i odnosi się do urzeźbienia makrospor.

Sporofit (Ryc. 2.59 d–f, h) podwodny i zakotwiczony w podłożu; młody drobny, z 2(3) delikatnymi, wiotkimi i włosowatymi mikrofilami 10(20) mm dł., dorosły wieloletni, zimozielony, w formie rozety mikrofili, z wiązką brązowawych korzeni, z których część jest dichotomicznie rozgałęziona. Łodyga bulwiasta, do 13 mm śr., w górnej części niewyraźnie rozgałęziona dichotomicznie (ze względu na powolny wzrost rozgałęzień), ze spiralnie ułożonymi mikrofilami; dolna powierzchnia bez bruzd, z niej wyrastają korzenie. Mikrofile szydlaste, stopniowo zwężające się ku szczytowi, cienkie, wiotkie, jasnozielone, niekiedy żółtozielone, półprzejrzyste, u podstawy często bladozielone, czasem czerwonawe lub brązowawe, 5–13(27) cm dł., 1–1,5 mm szer., odstające lub wygięte na zewnątrz, po wyjęciu z wody bardzo szybko tracą turgor; w rozecie 20–40(50) mikrofili. Zarodnie w rozszerzonych nasadach sporofili, *velum* pokrywa mniej niż połowę zarodni, ściana zarodni brązowawo smugowana; makrosporangia w częściach zewnętrznych rozety, mikrosporangia wewnątrz rozety, z licznymi i bardzo drobnymi mikrosporami. Zarodniki mniejsze niż u *I. lacustris*. Makrospory tetraedryczne, niemal kuliste, 0,40–0,55 mm śr., kredowobiałe, połyskujące, pokryte cienkimi i łamliwymi kolcami, kolce do 8 µm dł. (Dostál, 1984a). Mikrospory 20–30 µm śr., zazwyczaj gładkie, szare lub jasnobrązowe, rozróżnialne pod mikroskopem. Makro- i mikrospory dojrzewają późnym latem i jesienią, roznoszone są w podobny sposób jak zarodniki *I. lacustris.* **Gametofity** typowe dla rodzaju.

Liczba chromosomów: diploid, 2n = 22 (Troìa *et al.*, 2016).

Zmienność wewnątrzgatunkowa: zmienność lokalnosiedliskowa jest znaczna, natomiast geograficzna na świecie słabo rozpoznana. W jeziorach na terenie Polski morfologiczna zmienność *I. echinospora* jest wysoce zależna od presji falowania wody nad podłożem zajmowanym przez rośliny. W miejscach często i silnie erodowanych przez fale – i z tego powodu piaszczystych, piaszczysto-żwirowych i przeważnie jałowych – dojrzałe osobniki są drobne, ich mikrofile krótkie, 5–7(10) cm dł., sierpowate i odgięte w dół. W miejscach osłoniętych od wiatru i niezaburzanych przez fale dojrzałe osobniki są znacznie większe, ich mikrofile wyraźnie dłuższe (15–27 cm), delikatne, jasnozielone lub żółtozielone i rozchylone. W przeszłości opisywano liczne formy, odmiany i podgatunki; Hassler (2023) podaje 30 niższych jednostek w obrębie gatunku, obecnie niewyróżnianych i traktowanych jako synonimy *I. echinospora*.

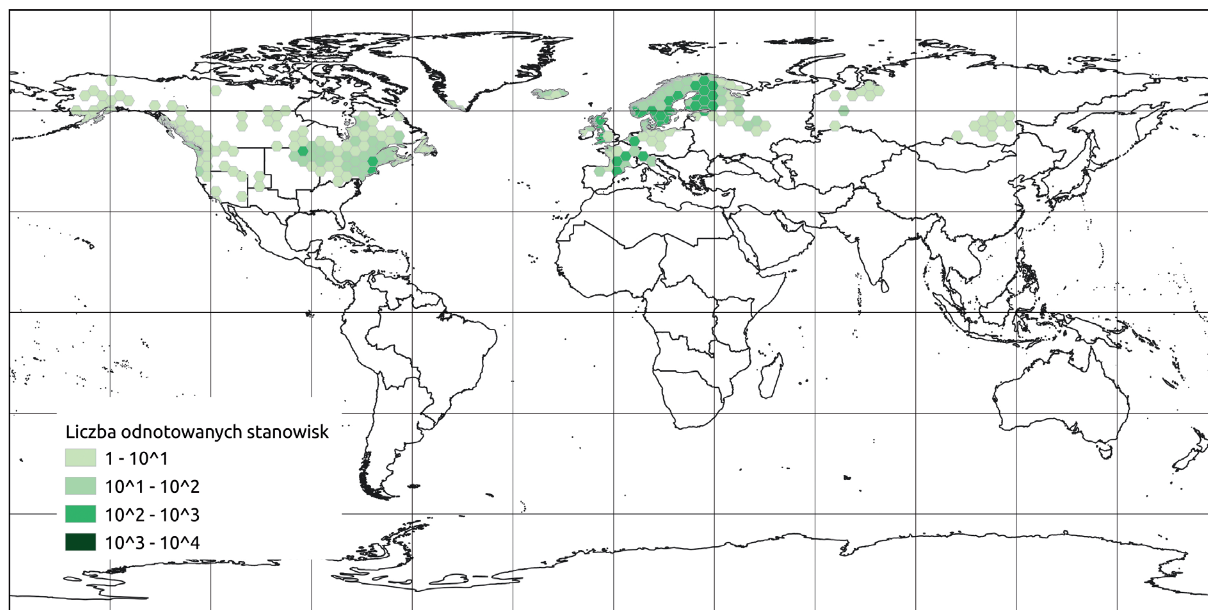
Mieszańce: w swoim zasięgu tworzy mieszańce z gatunkami, z którymi współwystępuje; w Polsce możliwy jedynie mieszaniec *I. echinospora* × *I. lacustris* (*I. ×hickeyi* W. C. Taylor & Luebke; Prelli & Boudrie, 2001), dotychczas nienotowany.

Biologia i ekologia: roślina wodna, światłolubna, zakotwiczona w podłożu (ryzofit), wieloletnia, zimozielona, o rozetowej formie wzrostu (isoetid). Występuje w jeziorach polodowcowych, pod względem genezy podobnych do tych z *I. lacustris* (wytopiskowe lub pozostałości – głęboczki – dawnych jezior rynnowych). Jego stanowiska w Polsce to siedem wyraźnie kwaśnych (pH 4,0–6,1) i dobrze zachowanych jezior (Pałsznik, Wygoda, Czarne, Salińskie, Jelenie Duże, Jelenie Małe, Okońskie) oraz dwa antropogenicznie użyźnione, o odczynie wody obojętnym lub słabo zasadowym (pH 7,3–8,7; Folwarczne i Warleńskie); torfowiska na obrzeżach Jeziora Folwarcznego zostały osuszone, a roślinność zdewastowana. Są to zbiorniki płytkowodne 0,5–1,2(1,5) m głębokości, ich podłoże jest mineralno-organiczne, dobrze oświetlone i natlenione, z reguły silnie erodowane przez falowanie wiatrowe wody. Transmisja światła fotosyntetycznie aktywnego (PAR) do siedlisk jest wysoce zależna od dopływu substancji humusowych, wypłukiwanych przede wszystkim z torfowisk ombrogenicznych (wysokich) na obrzeżach jezior. Liczby wskaźnikowe: L 4; T 3; W 6; R 2–4; Tr 1; S 0. Populacje rozproszone i nieliczne, w postaci skupień o niewielkiej powierzchni i zagęszczeniu od kilku do kilkunastu osobników na 1 m^2. W jeziorach Wygoda, Czarne, Salińskie, Jelenie Duże, Jelenie Małe i Okońskie populacje w dobrym stanie, w jeziorach Folwarczne i Warleńskie – szczątkowe; w tym ostatnim regeneracja populacji *I. echinospora* jest nadal możliwa.

Zbiorowiska roślinne: jest składnikiem zbiorowisk z All. *Lobelion dortmannae* (O. *Littorelletalia uniflorae*, Cl. *Littorelletea uniflorae*). Fitocenozy z poryblinem kolczastym są zaliczane do Ass. *Isoëto-Lobelietum dortmannae* (Koch 1926) R. Tx. 1937 em. Dierssen 1975, zwłaszcza podzespołu *I.-L. typicum* (Szmeja, 2014b) lub tworzą własne zbiorowisko *Isoëtetum echinosporae* Koch 1926 em. Dierssen 1975.

Zasięg geograficzny: gatunek borealny i górski. Występuje w pn.-wsch. części Ameryki Pn., na rozproszonych stanowiskach na zach. wybrzeżu po Alaskę, w Kanadzie, na Grenlandii; w Eu-

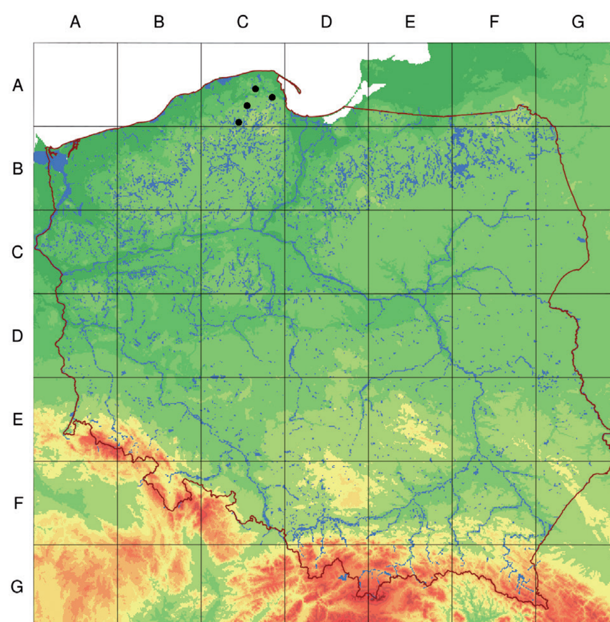
ropie najliczniej na Półwyspie Skandynawskim, mniej licznie na Wyspach Brytyjskich, Islandii i w pn.-wsch. części kontynentu, rzadkie i rozproszone stanowiska od Hiszpanii przez Europę Środkową po pn.-zach. Rosję; obecny także w górach (Alpy, Wogezy, Szwarcwald, Masyw Centralny i Pireneje, 400–2300 m n.p.m.; Casper & Krausch, 1980; Cody & Britton, 1989; Hultén & Fries, 1986; Jalas & Suominen, 1972; Taylor *et al.*, 1993; Tison & de Foucault, 2014). Izolowane stanowiska we wsch. Syberii (Ryc. 2.62).



Ryc. 2.62. Mapa rozmieszczenia *Isoëtes echinospora* Durieu na świecie (GBIF, data dostępu 25.05.2023, skorygowane)

Rozmieszczenie w Polsce: wyłącznie na niżu, w dziewięciu jeziorach, wszystkie na Pojezierzu Pomorskim, w pobliżu Gdańska: Jezioro Salińskie, Czarne, Wygoda, Pałsznik, Folwarczne, Warleńskie (Szmeja, 1988b), Jelenie Duże, Jelenie Małe (Bociąg, 1999) i Okońskie (Rekowska, 2012). Stanowiska w jeziorach Pałsznik, Wygoda, Folwarczne, Salińskie i Czarne znane są od schyłku XIX w. (Ascherson, 1895; Caspary, 1878, 1885; Lützow, 1879), w Jeziorze Okońskim od roku 2010 (Ryc. 2.63). Na terenie Polski poryblin kolczasty jest klasyfikowany jako relikt glacjalny (Czubiński, 1950).

Kategoria zagrożenia i czynniki zagrażające: gatunek ujęty na regionalnej czerwonej liście PGd jako EN (Tabela 6), w skali kraju uznawany za zagrożony od 1981 r., początkowo w kat. R, potem E, obecnie CR. W skali Europy i świata niezagrożony (Tabela 5). Zagrożeniem dla trwałości populacji *I. echinospora* w Polsce są antropogeniczne użyźnianie jezior; dewastacja torfowisk na ich obrzeżach, niszczenie gleb, roślinności i układów hydrologicznych w zlewniach; introdukcja gatunków ryb siedliskowo i geograficznie obcych; wapnowanie jezior oraz dokarmianie



Ryc. 2.63. Mapa rozmieszczenia *Isoëtes echinospora* Durieu w Polsce (Zając & Zając, 2001)

ryb dla celów hodowlanych lub wędkarskich; zabudowa zlewni bezpośrednich (najbliższego sąsiedztwa jezior) oraz ich wykorzystywanie dla potrzeb rolnictwa; intensywne użytkowanie jezior dla celów turystyki i wypoczynku; destrukcja strefy filtracyjnej spływu powierzchniowego wokół jezior. W czterech jeziorach (Wygoda, Okońskie, Jelenie Duże i Jelenie Małe) populacje są względnie dobrze zachowane, miejscami dość liczne, bez oznak regresji i raczej niezagrożone, w trzech (Salińskie, Czarne, Pałsznik) populacje są nieliczne i bardzo rozproszone, natomiast w dwóch (Folwarczne i Warleńskie) szczątkowe i silnie zagrożone.

Ochrona prawna: objęty ścisłą ochroną od 1983 r., od 2004 r. ma priorytet ochrony, od 2012 r. dodano ochronę strefową – ochroną obejmowany jest cały zbiornik, w którym gatunek występuje (Tabela 7). Dwa stanowiska (jeziora Wygoda i Pałsznik) są rezerwatami przyrody. Siedliska, w których rośnie, są objęte ochroną w systemie Natura 2000 jako jeziora lobeliowe (kod 3110).

Słownik pojęć

Anizodichotomia (anizotomia)
Podział dichotomiczny merystemu wierzchołkowego, w wyniku którego powstają dwa wierzchołki potomne (siostrzane, bliźniacze) różniące się wielkością. W trakcie dalszego wzrostu ta różnica jest utrzymywana, skutkując powstaniem mniejszego, pozornie bocznego odgałęzienia, podczas gdy drugi, silniejszy (większy) pęd staje się pędem pozornie głównym.

Anizofilia (nierównolistność)
Powstaje, gdy liście lub mikrofile w jednej parze (przy ulistnieniu nakrzyżległym) różnią się znacznie wielkością, np. grzbietowe i brzuszne widliczek. Różnica ta jest warunkowana genetycznie, pojawia się w ontogenezie i jest stale obecna w danym taksonie, nie należy mylić ze zmiennością środowiskową (patrz: **plastyczność fenotypowa** i **zmienność morfologiczna**).

Anizotomia – patrz: **anizodichotomia**.

Anteridium (plemnia)
Powstające na gametoficie gametangium męskie, wytwarzające ruchliwe komórki plemnikowe (spermatozoidy).

Antyklinalny
Podział komórki w płaszczyźnie prostopadłej do obwodu lub powierzchni.

Archegonium (rodnia)
Powstające na gametoficie gametangium żeńskie, wytwarzające komórkę jajową.

Biegun dystalny (dalszy)
Zwykle zaokrąglony.

Biegun proksymalny (bliższy)
W zarodnikach tetraedrycznych z wyraźnym trójdzielnym szwem, miejsce pękania zarodników w czasie kiełkowania.

Bieguny zarodnika
W zarodniku tetraedrycznym część najbliższa (biegun proksymalny) i najdalsza (biegun dystalny) od miejsca styku zarodników w tetradzie po podziale mejotycznym; zwykle różnią się morfologicznie.

Chamefit
Jedna z form życiowych w klasyfikacji Raunkiaera; roślina niskopączkowa, której pączki (merystemy) tworzące roślinę w następnym sezonie wegetacyjnym, znajdują się nad ziemią na wysokości do 0,3–0,5 m. Forma typowa dla siedlisk ekstremalnych, dominuje w tundrze, wysokich

piętrach górskich, ale także ekosystemach pustynnych, poza nimi zdecydowanie rzadsza. Krzewinki, półkrzewy, rośliny poduszkowe i chamefity zielne.

Chamefit zielny
Chamefit niezdrewniały, wieloletni, zimozielony; chamefitami zielnymi są przedstawiciele rodzajów: *Huperzia*, *Diphasiastrum*, *Lycopodium* i *Spinulum.*

Chwytnik – patrz: **ryzoid**.

Dichotomia
Podział merystemu wierzchołkowego pędu lub korzenia na dwa potomne (siostrzane, bliźniacze) wierzchołki. Oba wierzchołki potomne mogą w momencie podziału być tej samej wielkości (patrz: **izodichotomia**) lub różnić się wielkością (patrz: **anizodichotomia**).

Dimorficzne liście
Liście dwukształtne; dorosła roślina wytwarza dwa wyraźnie różniące się rodzaje liści lub mikrofili, w zależności od funkcji lub kształtu (patrz: **heterofilia**, **sporofil**, **trofofil**).

Dimorfizm (dwukształtność)
Organ sporofitu może wykształcać się w dwóch różnych formach.

Dwukształtność – patrz: **dimorfizm**.

Egzyna
Warstwa zewnętrzna ściany zarodnika; pod względem chemicznym zbudowana z łańcuchów polisacharydowych z dodatkiem tłuszczów i białek, które tworzą przestrzenną strukturę, wysyconą sporopoleniną; urzeźbienie egzyny ma znaczenie diagnostyczne.

Ekomorfoza
Postać organizmu/rośliny odbiegająca od typowej dla gatunku, powstająca w reakcji na czynniki środowiskowe.

Endosporia
Dotyczy widłaków heterosporycznych (patrz: **heterosporia**): kiełkowanie mikrospor i makrospor, a następnie rozwój gametofitów męskich i żeńskich wewnątrz ściany zarodnika. Rozwój gametofitów męskich odbywa się całkowicie wewnątrz mikrospory, której ściana ulega degradacji dopiero po wykształceniu komórek plemnikowych. Gametofit żeński początkowo rozwija się wewnątrz makrospory, w końcowym etapie ściana makrospory pęka, eksponując szyjki rodni i umożliwiając zapłodnienie.

Epiderma
Pierwotna tkanka okrywająca.

Epifit
Inaczej porośle, aerofit. Roślina rosnąca na innej roślinie, lecz niebędąca pasożytem. Epifity są samożywne, wykorzystują inne rośliny wyłącznie jako podpory.

Eusporangium
Zarodnia grubościenna; typ zarodni, której ściana zbudowana jest z kilku warstw komórek, w dojrzałych zarodniach mogą być one sprasowane i stanowić pozornie tylko jedną warstwę. Eusporangium powstaje w wyniku podziału kilku powierzchniowych komórek inicjalnych, zewnętrznie położone komórki różnicują się w warstwy ściany zarodni, a najbardziej wewnętrzne tworzą tkankę sporogenną, otoczoną warstwą ochronną i odżywczą (tapetum).

Fylopodium, fylopodia
Nasadowa część liścia lub mikrofila, która pozostaje przyłączona do pędu/kłącza po odpadnięciu pozostałej części, może pełnić funkcję ochronną lub/i spichrzową.

Gametofit (przedrośle)
Faza haploidalna (liczba chromosomowa n) w cyklu przemiany pokoleń; u lykopodiofitów pokolenie mniejsze i krócej żyjące.

Geofit
Jedna z form życiowych w klasyfikacji Raunkiaera; roślina ziemnopączkowa; pączki odnawiające niesprzyjający okres przeczekują na organach podziemnych.

Genet
Osobnik genetyczny, organizm lub grupa organizmów klonalnych powstała z jednej zygoty, identyczna genetycznie.

Hemikryptofit
Jedna z form życiowych w klasyfikacji Raunkiaera; roślina naziemnopączkowa; pączki odnawiające niesprzyjający okres przeczekują na powierzchni gruntu lub tuż nad/pod nią, okryte martwymi liśćmi i śniegiem.

Heterofilia (różnolistność, różnopostaciowość liści)
W trakcie ontogenezy roślina wytwarza dwa lub więcej rodzajów liści lub mikrofili, różniących się wielkością, kształtem lub funkcją, np. trofofile i sporofile, trofofile pędów ortotropowych i szypuł kłosów zarodnionośnych u widłaków z rodzajów *Lycopodium* i *Diphasiastrum*.

Heterosporia (różnozarodnikowość)
Wytwarzane przez sporofit zarodniki różnią się płcią i wielkością, mniejsze męskie (mikrospory) i większe żeńskie (makrospory, w literaturze anglojęzycznej megaspory); mikrospory i makrospory różnią się także kształtem i urzeźbieniem ściany. Powstają z nich męskie i żeńskie gametofity. Występuje w rodzajach *Isoëtes* i *Selaginella*.

Homosporia (jednakozarodnikowość)
Powstające zarodniki są identyczne morfologicznie i funkcjonalnie, a rozwijające się z nich gametofity są obupłciowe.

Hydrofit
Jedna z form życiowych w klasyfikacji Raunkiaera, zalicza się do kryptofitów = roślin skrytopączkowych, których pąki odnawiające zimują w ukryciu w podłożu. Pąki hydrofitów zimują w wodzie. Hydrofity mogą być pływające, przyczepione do podłoża lub korzeniące się w podłożu (tu należy rodzaj *Isoëtes*).

Intyna
Warstwa wewnętrzna ściany zarodnika, tworzona przez celulozę, pektyny i kalozę; ulega miejscowej hydrolizie umożliwiając kiełkowanie zarodnika.

Izodichotomia (izotomia)
Rodzaj podziału dichotomicznego merystemu wierzchołkowego pędu lub korzenia, w wyniku którego powstają dwa wierzchołki potomne (siostrzane, bliźniacze) o podobnej wielkości; w trakcie wzrostu ich równocenność jest utrzymywana, co skutkuje charakterystycznym widlastym (dichotomicznym) pokrojem pędu lub korzenia.

Izofilia (równolistność)
Wszystkie liście lub mikrofile na roślinie są zbliżonej wielkości, dotyczy to zwłaszcza liści występujących w jednej parze na pędach o ulistnieniu nakrzyżległym (por.: **anizofilia**).

Izotomia – patrz: **izodichotomia**.

Jednakozarodnikowość – patrz: **homosporia**.

Języczek – patrz: **ligula**.

Kłącze (rizom, ryzom)
Zmodyfikowany pęd plagiotropowy, podziemny lub naziemny, umożliwiający rozrost klonalny osobnika, po fragmentacji służący również do wegetatywnego rozprzestrzeniania rośliny.

Kłos zarodnionośny (strobila)
Skupienie sporofili w szczytowej części pędu. Wytworzenie kłosa zakańcza wzrost danego pędu. Bardzo rzadką aberracją rozwojową jest przywrócenie wzrostu wierzchołka pędu po wykształceniu strobili (rewersja).

Komórka jajowa
Gameta żeńska, nieruchliwa, powstaje i pozostaje w archegonium (rodni), gdzie jest zapładniana przez komórkę plemnikową.

Komórka plemnikowa (plemnik)
Gameta męska, u lykopodiofitów ruchliwa, uwiciowana, powstaje w anteridium (plemni), po dojrzeniu jest uwalniana na zewnątrz i przemieszcza się do komórki jajowej (gamety żeńskiej).

Kończyk
Wydłużony, gwałtownie zwężający się, ostro zakończony szczyt liścia lub mikrofila.

Korzenie przybyszowe
Korzenie powstające w rozwoju postembrionalnym (pozarodkowym), z tkanek wewnętrznych pędu, o strukturze i funkcjach typowych dla korzeni, jednak rozwojowo niezwiązane z korzeniem zarodkowym, który w tej grupie roślin funkcjonuje tylko w trakcie embriogenezy; w dorosłych sporofitach wszystkie korzenie mają charakter przybyszowy.

Ligula (języczek)
Niewielka błoniasta struktura, tworzona na powierzchni doosiowej, w dolnej części mikrofili u *Selaginella* i *Isoëtes*; w sporofilach nad zarodnią. Jej funkcja nie jest do końca poznana, może uczestniczyć w wytwarzaniu śluzu we wczesnych etapach rozwoju mikrofili, pobieraniu lub wydzielaniu wody.

Luka liściowa
Miejsce połączenia wiązki przewodzącej liścia i pędowego systemu waskularnego, wypełnione tkanką parenchymatyczną. Typowa dla liści makrofilowych, brak ich w mikrofilach.

Makrospora
Zarodnik żeński, większy niż zarodnik męski (mikrospora; por.: **heterosporia**).

Mikrofil
Liść u widłakowych, filogenetycznie starszy i o odmiennym pochodzeniu ewolucyjnym niż makrofile pozostałych roślin waskularnych; charakteryzuje się obecnością pojedynczej, nierozgałęzionej wiązki przewodzącej, która nie pozostawia luki liściowej (por. wyżej) w miejscu połączenia z waskulaturą pędu.

Mikrospora
Zarodnik męski, mniejszy niż zarodnik żeński (makrospora; por.: **heterosporia**).

Monofiletyzm, grupa monofiletyczna
Grupa organizmów wywodzących się od jednego przodka, z jednej linii ewolucyjnej. Systematyka budowana w oparciu o grupy monofiletyczne daje obraz rzeczywistych powiązań filogenetycznych (system naturalny).

Monoletyczny zarodnik
Zarodnik powstający w tetradzie, w której komórki ułożone są południkowo, kontaktują się z dwoma komórkami siostrzanymi, stąd dojrzałe zarodniki spłaszczone dwubocznie, z szwem w postaci pojedynczej linii na biegunie proksymalnym i łukowatej krzywiźnie na biegunie dystalnym; z ang. *monolete*.

Nierównolistność – patrz: **anizofilia**.

Parafiza (wstawka)
Płonne, włoskowate struktury pomiędzy gametangiami.

Peryspor
Część zewnętrzna egzyny, w postaci wystających kolców lub listew, ma znaczenie diagnostyczne.

Pęd ortotropowy
Pęd wzniesiony, wyprostowany, rosnący do góry, ± pionowy.

Pęd plagiotropowy
Pęd płożący się, pełzający po podłożu lub pod ziemią, ± poziomy.

Plastyczność fenotypowa
Zdolność do wytwarzania odmiennych fenotypów przez jeden genotyp pod wpływem warunków siedliskowych. Może dotyczyć fizjologii, anatomii i morfologii (patrz: **zmienność morfologiczna**).

Plemnia –patrz: **anteridium**.

Plemnik – patrz: **komórka plemnikowa**.

Polifiletyzm, grupa polifiletyczna
Grupa organizmów wywodzących się od różnych przodków, z różnych linii ewolucyjnych. Grupy polifiletyczne nie odzwierciedlają rzeczywistych powiązań filogenetycznych między organizmami, systematyka na nich oparta jest systemem sztucznym.

Protokorm
Bardzo wczesne stadium rozwoju sporofitu u niektórych gatunków widłaków; bulwiasta masa komórek o charakterze embrionalnym, z której rozwija się sporofit.

Przedrośle – patrz: **gametofit**.

Pseudomonopodialne, rozgałęzienia p.
Sposób wzrostu i rozgałęzienia pędu, w którym jedna z osi jest pozornie główną, prowadzącą wzrost i dominującą nad pozostałymi rozgałęzieniami; pokrojem przypomina pęd monopodialny, ale dotyczy pędów rozgałęziających się anizotomicznie (patrz: **anizodichotomia**).

Rameta (ramet, weget)
Pojedynczy pęd będący częścią klonalnego (modułowego) organizmu roślinnego (genetu); wszystkie ramety jednego osobnika stanowią jeden genet; oddzielające się ramety mogą służyć do rozmnażania wegetatywnego.

Rizom – patrz: **kłącze**.

Rodnia – patrz: **archegonium**.

Rozmnóżka
Organ rozmnażania wegetatywnego (namnażania), wytwarzany przez roślinę macierzystą i genetycznie z nią identyczny. U lykopodiofitów r. pędowe powstają na sporoficie, zawierają merystem wierzchołkowy pędu otoczony zmodyfikowanymi mikrofilami i zawiązki korzeni.

Równolistność – patrz: **izofilia**.

Różnolistność – patrz: **heterofilia**.

Różnopostaciowość liści – patrz: **heterofilia**.

Różnozarodnikowość – patrz: **heterosporia**.

Ryzoid (chwytnik)
Jednokomórkowe struktury, wytwarzane przez gametofity, służą do pobierania lub przechwytywania wody, utrzymywania gametofitu w podłożu.

Sieć Hartiga
Sieć strzępek grzyba ektomykoryzowego (mykoryza ektotroficzna), oplatająca komórki ryzodermy i kory pierwotnej korzenia lub komórki przedrośla, ale niewnikająca do wnętrza komórek.

Spora (zarodnik)
Haploidalne komórki służące do rozmnażania bezpłciowego (namnażania), powstają w sporangiach (zarodniach), gdzie w trakcie procesu sporogenezy (zarodnikowanie) następuje mejoza i redukcja garnituru chromosomowego. Zarodniki otoczone dwuwarstwową ścianą, wewnętrzna = endospor, zewnętrzna = egzospor, specyficznie urzeźbiona, patrz: **peryspor, egzyna, intyna**.

Sporangium (zarodnia)
Organ rozmnażania bezpłciowego roślin zarodnikowych i grzybów; wewnątrz w wyniku podziału mejotycznego powstają haploidalne **spory** (zarodniki); u widłaków wyłącznie **eusporangia**.

Sporofil
Liść lub mikrofil zarodnionośny, na którym lub u którego podstawy wykształca się sporangium; może różnić się kształtem od trofofila.

Sporofit
Pokolenie diploidalne w cyklu życiowym, dominujące u wszystkich roślin waskularnych.

Strobila – patrz: **kłos zarodnionośny**.

Symplezjomorfizm, symplezjomorfia
Cecha ancestralna (pochodząca od przodków), występująca u kilku taksonów, odziedziczona po przodkach starszych niż ostatni wspólny przodek.

Terofit
Jedna z form życiowych w klasyfikacji Raunkiaera; roślina jednoroczna, przeżywająca niesprzyjającą porę roku w postaci nasion lub spor. Cały cykl życiowy zamyka się w jednym roku.

Triletyczny zarodnik
Zarodnik powstający w tetradzie, w której cztery komórki są ułożone dośrodkowo, kontaktują się z trzema komórkami siostrzanymi, stąd dojrzałe zarodniki tetraedryczne, ze szwem w postaci potrójnej linii na biegunie proksymalnym i krzywiźnie w kształcie wycinka sfery na biegunie dystalnym; z ang. *trilete.*

Trofofil
Liść lub mikrofil płonny, fotosyntezujący, w trakcie całego rozwoju zawierający chlorofil.

Ulistnienie (filotaksja) nakrzyżległe
Szczególny rodzaj ulistnienia okółkowego, w którym w okółku inicjowane są dwa liście lub mikrofile, a kolejno powstające pary są przesunięte względem siebie o 90°, co powoduje, że co druga para jest nadległa. Nasady liści ułożone są w czterech prostnicach, a patrząc z góry ich układ przyjmuje zarys krzyża. U lykopodiofitów może występować zmodyfikowane ulistnienie nakrzyżległe ze względu na spłaszczenie łodygi i anizofilię.

Ulistnienie (filotaksja) okółkowe
Rodzaj ulistnienia, w którym na jednym poziomie pędu (w okółku) inicjowanych jest kilka (dwa lub więcej) liści lub mikrofili, międzyległych w kolejnym okółku, a nadległych w co drugim okółku.

Ulistnienie (filotaksja) skrętoległe
Rodzaj ulistnienia, w którym liście lub mikrofile inicjowane są pojedynczo, nasady kolejno tworzonych liści można połączyć linią spiralną.

Velum
U poryblinów błoniasty fałd zasłaniający wgłębienie u podstawy sporofila, w którym znajdują się sporangia.

Wstawka – patrz: **parafiza**.

Zarodnia – patrz: **sporangium**.

Zarodnik – patrz: **spora**.

Zmienność morfologiczna
Zmienność wyglądu rośliny w zależności od warunków siedliskowych, w których rośnie, głównie dostępu do światła, wody i biogenów. Z.m. może wyrażać się różnicą w rozmiarach, kształtach, kolorach sporofitów i ich poszczególnych organów. W przeszłości była powodem wyróżniania licznych niższych jednostek w obrębie gatunków, obecnie traktowanych jako efekt plastyczności fentypowej i synonimizowanych z gatunkiem.

Indeks łacińskich nazw lykopodiofitów

Lycopodium abietiforme Gray = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Lycopodium adpressum (Desv.) Petr. = ***Huperzia selago*** subsp. ***appressa*** (La Pylaie ex Desv.) D. Löve
Lycopodium albidulum Sw. = ***Selaginella apoda*** (L.) C. Morren
Lycopodium alpinum L. = ***Diphasiastrum alpinum*** (L.) Holub
Lycopodium alpinum f. *umbrosum* Porsild = ***Diphasiastrum alpinum*** (L.) Holub
Lycopodium alpinum L. race *L. issleri* Rouy = ***Diphasiastrum ×issleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium alpinum L. subsp. *cupressifolium* (Opiz) Dostál = ***Diphasiastrum alpinum*** (L.) Holub
Lycopodium alpinum L. subsp. *issleri* (Rouy) Chassagne = ***Diphasiastrum ×issleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium alpinum L. subsp. *kablikianum* Domin = ***Diphasiastrum alpinum*** (L.) Holub
Lycopodium alpinum var. *decipiens* Syme ex Druce = ***Diphasiastrum ×issleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium alpinum var. *issleri* (Rouy) P. Fourn. = ***Diphasiastrum ×issleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium alpinum var. *planiramulosum* Takeda = ***Diphasiastrum alpinum*** (L.) Holub
Lycopodium alpinum var. *thellungii* Herter in Schinz et Thellung = ***Diphasiastrum ×issleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium anceps Wallr. = ***Diphasiastrum complanatum*** (L.) Holub
Lycopodium annotinum L. = ***Spinulum annotinum*** (L.) A. Haines
Lycopodium annotinum f. *angustatum* (Takeda) Satou = ***Spinulum annotinum*** (L.) A. Haines
Lycopodium annotinum f. *groenlandicum* Nessel = ***Spinulum annotinum*** (L.) A. Haines
Lycopodium annotinum f. *proliferum* Lepage = ***Spinulum annotinum*** (L.) A. Haines
Lycopodium annotinum f. *montanum* (Tuck.) Nessel = ***Spinulum annotinum*** (L.) A. Haines
Lycopodium annotinum var. *acrifolium* Fernald = ***Spinulum annotinum*** (L.) A. Haines
Lycopodium annotinum var. *angustatum* Takeda = ***Spinulum annotinum*** (L.) A. Haines
Lycopodium annotinum var. *latifolium* Takeda = ***Spinulum annotinum*** (L.) A. Haines
Lycopodium annotinum var. *subpungens* Macoun ex Nessel = ***Spinulum annotinum*** (L.) A. Haines
Lycopodium annotinum var. *tenuifolium* Nessel = ***Spinulum annotinum*** (L.) A. Haines
Lycopodium apodon Steud. = ***Selaginella apoda*** (L.) C. Morren
Lycopodium apodum L. = ***Selaginella apoda*** (L.) C. Morren
Lycopodium appressum (Bach. Pyl. ex Desv.) Petrov = ***Huperzia selago*** subsp. ***appressa*** (La Pylaie ex Desv.) D. Löve
Lycopodium apus Gmel. in P. Beauv. = ***Selaginella apoda*** (L.) C. Morren
Lycopodium bryophyllum C. Presl = ***Selaginella selaginoides*** (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart.
Lycopodium chamaecyparissus A. Braun = ***Diphasiastrum tristachyum*** (Pursh) Holub
Lycopodium chamarense Turcz. ex Ledeb. = ***Diphasiastrum alpinum*** (L.) Holub
Lycopodium ciliatum Lam. = ***Selaginella selaginoides*** (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart.
Lycopodium ciliatum (P. Beauv.) Sw. = ***Lycopodium clavatum*** L.
Lycopodium clavatum L. – Widłak goździsty
Lycopodium clavatum f. *furcatum* Vict. = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum L. f. *lagopus* Laest. in C. Hartman = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum f. *monostachyum* (Desv. ex Schur) Hegi = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum subsp. *lagopus* (Laest.) Dostál. = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum subsp. *megastachyon* (Fernald & Bissell) Á. Löve & D. Löve = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum subsp. *monostachyon* (Hook. & Grev.) Selander = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum subsp. *monostachyon* Selander = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum var. *brevispicatum* Peck = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum var. *integerrimum* Spring = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.

Lycopodium clavatum var. *integrifolium* (Hook. ex Goldie) Spring = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum var. *lagopus* Laest. ex C. Hartm. in C. J. Hartman = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum var. *megastachyon* Fernald & Bissell = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum var. *monostachyon* Hook. & Grev. = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum var. *monostachyum* Desv. = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum var. *monostachyum* Desv. ex Schur = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium clavatum var. *monostachyum* Schur = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium complanatum L. = ***Diphasiastrum complanatum*** (L.) Holub
Lycopodium complanatum f. *polystachyum* H. Lindb. = ***Diphasiastrum ×zeilleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium complanatum f. *pseudoalpinum* (Farw.) Porsild = ***Diphasiastrum ×issleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium complanatum L. subsp. *chamaecyparissus* (A. Braun) f. *subanceps* Junge = ***Diphasiastrum ×zeilleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium complanatum L. subsp. *chamaecyparissus* (A. Braun) Čelak = ***Diphasiastrum tristachyum*** (Pursh) Holub
Lycopodium complanatum subsp. *chamaecyparissus* (A. Braun ex Mutel) Milde = ***Diphasiastrum tristachyum*** (Pursh) Holub
Lycopodium complanatum L. subsp. *genuinum* Čelak. var. *fallax* (Čelak.) Čelak. = ***Diphasiastrum ×issleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium complanatum L. subsp. *issleri* (Rouy) Domin = ***Diphasiastrum ×issleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium complanatum ß *sabinaefolium* Rupr. = ***Diphasiastrum tristachyum*** (Pursh) Holub
Lycopodium complanatum (subsp.) ß *sabinaefolium* (var.) b. *majus* Sanio = ***Diphasiastrum ×zeilleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium complanatum L. subsp. *tristachyum* (Pursh) Dost. = ***Diphasiastrum tristachyum*** (Pursh) Holub
Lycopodium complanatum var. *adpressifolium* Mougeot ex Issler = ***Diphasiastrum ×issleri*** *(Rouy) Holub*
Lycopodium complanatum L. var. *alpinum* Spring. = ***Diphasiastrum alpinum*** (L.) Holub
Lycopodium complanatum var. *chamaecyparissus* (A. Braun ex Mutel) D. C. Eaton = ***Diphasiastrum tristachyum*** (Pursh) Holub
Lycopodium complanatum L. var. *chamaecyparissus* (A. Braun ex Mutel) Döll. = ***Diphasiastrum tristachyum*** (Pursh) Holub
Lycopodium complanatum var. *chamaecyparissus* (A. Braun ex Mutel) Rosenv. = ***Diphasiastrum tristachyum*** (Pursh) Holub
Lycopodium complanatum var. *elongatum* Vict. = ***Diphasiastrum ×zeilleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium complanatum var. *gartonis* B. Boivin = ***Diphasiastrum ×zeilleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium complanatum L. (var.) α *genuinum * fallax Čelak* = ***Diphasiastrum ×issleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium complanatum L. var. *intermedium* A. Braun in Mutel = ***Diphasiastrum ×zeilleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium complanatum δ (var.?) *issleri* (Rouy) Rouy = ***Diphasiastrum ×issleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium complanatum var. *patentifolium* Spring = ***Diphasiastrum tristachyum*** (Pursh) Holub
Lycopodium complanatum var. *pseudoalpinum* Farw. = ***Diphasiastrum ×issleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium complanatum var. *zeilleri* (Rouy) Rouy = ***Diphasiastrum ×zeilleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium comptonioides Desv. = ***Diphasiastrum complanatum*** (L.) Holub
Lycopodium cupressifolium Opiz = ***Diphasiastrum alpinum*** (L.) Holub
Lycopodium densum Lam. = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Lycopodium helveticum L. = ***Selaginella helvetica*** (L.) Spring

Lycopodium integrifolium Hook. ex Goldie = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium inundatum L. = ***Lycopodiella inundata*** (L.) Holub
Lycopodium issleri (Rouy) Domin = ***Diphasiastrum ×issleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium juniperifolium Lam. = ***Spinulum annotinum*** (L.) A. Haines
Lycopodium kraussianum Kunze = ***Selaginella kraussiana*** (Kunze) A. Braun
Lycopodium lagopus (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen. – Widłak jednokłosowy
Lycopodium oellgaardii (Stoor, Boudrie, Jérôme, Horn & Bennert) B. Bock = ***Diphasiastrum ×oellgaardii*** Stoor, Boudrie, Jérôme, Horn, Bennert
Lycopodium officinale Neck. = ***Lycopodium clavatum*** L.
Lycopodium pallidum Nessel = ***Lycopodiella inundata*** (L.) Holub
Lycopodium palustre Lam. = ***Lycopodiella inundata*** (L.) Holub
Lycopodium preslii Grev. & Hook. = ***Lycopodium clavatum*** L.
Lycopodium pseudoannotinum Schur = ***Lycopodium lagopus*** (Laest. ex C. Hartm.) Zinserl. ex Kuzen.
Lycopodium radicans Schrank = ***Selaginella helvetica*** (L.) Spring
Lycopodium recurvum Kit. = ***Huperzia selago*** subsp. ***appressa*** (La Pylaie ex Desv.) D. Löve
Lycopodium selaginoides L. = ***Selaginella selaginoides*** (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart.
Lycopodium selago L. = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Lycopodium selago L. for. *imbricata* (Neilr.) Dostál = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Lycopodium selago L. for. *imbricatum* Neilr.= ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Lycopodium selago L. for. *laxum* Desv. = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Lycopodium selago L. for. *recurvum* Kit. = ***Huperzia selago*** subsp. ***appressa*** (La Pylaie ex Desv.) D. Löve
Lycopodium selago subsp. *laxum* Desv. = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Lycopodium selago L. var. *adpressum* Pawł.= ? ***Huperzia selago*** subsp. ***appressa*** (La Pylaie ex Desv.) D. Löve
Lycopodium selago L. var. *appressa* Desv. = ***Huperzia selago*** subsp. ***appressa*** (La Pylaie ex Desv.) D. Löve
Lycopodium selago L. var. *recurvum* = ***Huperzia selago*** subsp. ***appressa*** (La Pylaie ex Desv.) D. Löve
Lycopodium serpens C. Presl = ***Lycopodium clavatum*** L.
Lycopodium trichiatum Bory = ***Lycopodium clavatum*** L.
Lycopodium trichophyes Spreng. = ***Lycopodium clavatum*** L.
Lycopodium tristachyum Pursh = ***Diphasiastrum tristachyum*** (Pursh) Holub
Lycopodium tristachyum var. *boreale* Vict. = ***Diphasiastrum ×zeilleri*** (Rouy) Holub
Lycopodium vulgare Dill. = ***Lycopodium clavatum* L.**
Lycopodium wilceae (Ivanenko) X. C. Zhang = ***Diphasiastrum complanatum*** (L.) Holub
Lycopodium zeilleri (Rouy) Greuter & Burdet = ***Diphasiastrum ×zeilleri*** (Rouy) Holub
Mirmau selago (L.) H. P. Fuchs = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Plananthus fastigiatus Opiz = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Plananthus inundatus (L.) P. Beauv. = ***Lycopodiella inundata*** (L.) Holub
Plananthus patens P. Beauv. = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Plananthus selago (L.) P. Beauv. = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Selaginella albidula (Sw.) Spring = ***Selaginella apoda*** **(**L.) C. Morren
Selaginella anceps Wallr. = ***Diphasiastrum complanatum*** (L.) Holub
Selaginella apoda (L.) C. Morren – Widliczka bezłodygowa
Selaginella apoda (L.) Fernald = ***Selaginella apoda*** **(**L.) C. Morren
Selaginella apoda (L.) Spring in Mart. = ***Selaginella apoda*** (L.) C. Morren
Selaginella apus Spring in Mart. = ***Selaginella apoda*** (L.) C. Morren
Selaginella azorica Baker = ***Selaginella kraussiana*** (Kunze) A. Braun
Selaginella brownii Bull. = ***Selaginella kraussiana*** (Kunze) A. Braun
Selaginella canescens Fée = ***Selaginella kraussiana*** (Kunze) A. Braun
Selaginella ciliata (Lam.) Opiz = ***Selaginella selaginoides*** (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart.
Selaginella denticulata (L.) Spring – Widliczka śródziemnomorska

Selaginella helvetica (L.) Spring – Widliczka szwajcarska
Selaginella hortensis Metten = ***Selaginella kraussiana*** (Kunze) A. Braun
Selaginella kraussiana (Kunze) A. Braun – Widliczka Kraussa
Selaginella kraussiana var. *brownii* Hort. ex G. Nicholson = ***Selaginella kraussiana*** (Kunze) A. Braun
Selaginella kraussiana var. *poulteri* (Veitch) A. Braun = ***Selaginella kraussiana*** (Kunze) A. Braun
Selaginella mariesii Baker = ***Selaginella helvetica*** (L.) Spring
Selaginella martensii Spring – Widliczka Martensa
Selaginella poulteri Veitch = ***Selaginella kraussiana*** (Kunze) A. Braun
Selaginella selaginoides (L). Link = ***Selaginella selaginoides*** (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart.
Selaginella selaginoides (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart. – Widliczka ostrozębna
Selaginella spinosa P. Beauv. = ***Selaginella selaginoides*** (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart.
Selaginella spinulosa A. Braun = ***Selaginella selaginoides*** (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart.
Selaginella spinulosa A. Braun in Döll. = ***Selaginella selaginoides*** (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart.
Selaginella tibetica Ching & S. K. Wu = ***Selaginella helvetica*** (L.) Spring
Selago selago (L.) Börner = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Selago vulgaris Schur = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Spinulum annotinum (L.) A. Haines – Kolcowidłak jałowcowaty
Stachygynandrum alpinum (L.) C. Presl = ***Diphasiastrum alpinum*** (L.) Holub
Stachygynandrum complanatum (L.) C. Presl = ***Diphasiastrum complanatum*** (L.) Holub
Stachygynandrum helveticum (L.) P. Beauv. ex J. St.-Hil. = ***Selaginella helvetica*** (L.) Spring
Urostachys apolinari-mariae Nessel = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Urostachys plutonis Herter = ***Lycopodium clavatum*** L.
Urostachys selago (L.) Herter = ***Huperzia selago*** (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.

Indeks polskich nazw lykopodiofitów

babimór – *Lycopodium clavatum* L.
babimur – *Lycopodium clavatum* L.
czołga – *Lycopodium clavatum* L.
dzieraza – *Lycopodium clavatum* L.
dzierżęga – *Lycopodium clavatum* L.
Kolcowidłak jałowcowaty – *Spinulum annotinum* (L.) A. HAINES
kotczy ogon – *Lycopodium clavatum* L.
krukowa noga – *Huperzia selago* (L.) BERNH. ex SCHRANK & MART.
morzybab – *Lycopodium clavatum* L.
nicpoń – *Lycopodium clavatum* L.
nietota – *Huperzia selago* (L.) BERNH. ex SCHRANK & MART.
pas św. Jana – *Lycopodium clavatum* L.
pas św. Wawrzyńca – *Lycopodium clavatum* L., *Spinulum annotinum* (L.) A. HAINES
Poryblin jeziorny – *Isoëtes lacustris* L.
Poryblin kolczasty – *Isoëtes echinospora* DURIEU
stonóg – *Lycopodium clavatum* L.
swarzybaba – *Lycopodium clavatum* L.
warkocznik – *Lycopodium clavatum* L.
Widlicz alpejski – *Diphasiastrum alpinum* (L.) HOLUB
Widlicz cyprysowy – *Diphasiastrum tristachyum* (PURSH) HOLUB
Widlicz Isslera – *Diphasiastrum ×issleri* (ROUY) HOLUB
Widlicz Øllgaarda – *Diphasiastrum ×oellgaardii* STOOR, BOUDRIE, JÉRÔME, HORN, BENNERT
Widlicz spłaszczony – *Diphasiastrum complanatum* (L.) HOLUB
Widlicz Zeillera – *Diphasiastrum ×zeilleri* (ROUY) HOLUB
Widliczka bezłodygowa – *Selaginella apoda* (L.) C. MORREN
Widliczka Kraussa – *Selaginella kraussiana* (KUNZE) A. BRAUN
Widliczka Martensa – *Selaginella martensii* SPRING
Widliczka ostrozębna – *Selaginella selaginoides* (L.) P. BEAUV. ex SCHRANK & MART.
widliczka rozpłaszczka – *Selaginella selaginoides* (L.) P. BEAUV. ex SCHRANK & MART.
Widliczka szwajcarska – *Selaginella helvetica* (L.) SPRING.
Widliczka śródziemnomorska – *Selaginella denticulata* (L.) SPRING
Widłaczek torfowy – *Lycopodiella inundata* (L.) HOLUB
widłak alpejski – *Diphasiastrum alpinum* (L.) HOLUB
widłak cyprysowy – *Diphasiastrum tristachyum* (PURSH) HOLUB
Widłak goździsty – *Lycopodium clavatum* L.
widłak Isslera – *Diphasiastrum ×issleri* (ROUY) HOLUB
Widłak jednokłosowy – *Lycopodium lagopus* (LAEST. ex C. HARTM.) ZINSERL. ex KUZEN.
widłak spłaszczony – *Diphasiastrum complanatum* (L.) HOLUB
widłak ściśniony – *Diphasiastrum complanatum* (L.) HOLUB
widłak torfowy – *Lycopodiella inundata* (L.) HOLUB
widłak wroniec – *Huperzia selago* (L.) BERNH. ex SCHRANK & MART.

widłak zeglej – *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub
widłak Zeillera – *Diphasiastrum ×zeilleri* (Rouy) Holub
włóczega (włoczęga) babimór – *Lycopodium clavatum* L.
włóczega (włoczęga) pastwiskowa – *Selaginella selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart.
włóczega (włoczęga) spławowa – *Lycopodiella inundata* (L.) Holub
włóczega (włoczęga) zdrownana – *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub
włóczęga (włoczęga) gaiowa – *Spinulum annotinum* (L.) A. Haines
włóczęga (włoczęga) wroniec – *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
wronie nóżki – *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
Wroniec widlasty – *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.
zeglej – *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub
zielonka – *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub

Bibliografia*

Aagaard, S. M. D. (2009). Reticulate evolution in *Diphasiastrum* (Lycopodiaceae). Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala, PhD Thesis.

Achmatowicz, O., & Rodewald, W. (1955a). Alkaloidy rodzaju *Lycopodium*. II. *Lycopodium annotinum* L. [Alkaloids of the genus *Lycopodium*. II. *Lycopodium annotinum* L.]. *Roczniki Chemii, 29*(509), 508–530.

Achmatowicz, O., & Rodewald, W. (1955b). The alkaloids of *Lycopodium selago. Bulletin de L'Academie Polonaise des Sciences, Classe III 3*, 553–555.

Achmatowicz, O., & Rodewald, W. (1956). Alkaloidy rodzaju *Lycopodium.* III. Alkaloidy *Lycopodium selago* L. [Alkaloids of the genus *Lycopodium*. III. Alkaloids of *Lycopodium selago* L.]. *Roczniki Chemii, 30*(233), 232–242.

Achmatowicz, O., & Werner-Zamojska, F. (1958). Notatka o kwasach organicznych ziela *Lycopodium annotinum* L., *L. selago* i *L. clavatum* [A note on the organic acids of the herb *Lycopodium annotinum* L., *L. selago* i *L. clavatum*]. *Roczniki Chemii, 32*, 1127–1130.

Adame-González, A. B., Muñíz, DL. M. E., & Valencia, A. S. (2019). Comparative leaf morphology and anatomy of six *Selaginella* species (Selaginellaceae, subgen. *Rupestrae*) with notes on xerophytic adaptations. *Flora*, *260*, 151482. https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151482

Agduma, A. R., & Sese, M. D. (2016). Cellular biochemical changes in *Selaginella tamariscina* (Beauv.) Spring and *Selaginella plana* (Desv. ex Poir.) Heiron. as induced by desiccation. *Tropical Life Sciences Research*, *27*(2), 37–52.

Aiken, S. G., Dallwitz, M. J., Consaul, L. L., McJannet, C. L., Boles, R. L., Argus, G. W., Gillett, J. M., Scott, P. J., Elven, R., LeBlanc, M. C., Gillespie, L. J., Brysting, A. K., Solstad, H., & Harris, J. G. (2007). Flora of the Canadian Arctic Archipelago: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa. https://nature.ca/aaflora/data/www/ptlyan.htm Accessed in May, 2023

Alejo-Jacuinde, G., González-Morales, S. I., Oropeza-Aburto, A., Simpson, J., & Herrera-Estrella, L. (2020). Comparative transcriptome analysis suggests convergent evolution of desiccation tolerance in *Selaginella* species. *BMC Plant Biology*, 20, 468. https://doi.org/10.1186/s12870-020-02638-3

Almeida, J. R. G. S., Sá, P. G. S., Macedo, L. A. R. O., Siqueira Filho, J. A. S., Oliveira, V. R., & Filho, J. M. B. (2013). Phytochemistry of the genus *Selaginella* (Selaginellaceae). *Journal of Medicinal Plants Research, 7*(25), 1858–1868.

Amstutz, E. (1957). *Stylites*, a new genus of Isoetaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *44*, 121–123.

Antonietti, A., Clemente, F., Dellavedova, R., Zanetta, A. G., Marchetti, D., Horn, K., & Soster, M. (2012). 429. *Diphasiastrum oellgaardii* Stoor, Boudrie, Jérôme, Horn & Bennert (*Lycopodiaceae)*. In A. Selvaggi, A. Soldano, & M. Pascale (Eds.), *Note floristiche piemontesi n. 393–459* [Piedmontese floristic notes] (pp. 429–430). Museo civico di storia naturale.

Gwiazdką (*) przy nazwisku autora zaznaczono pozycje bibliograficzne, które nie są cytowane w tekście, a zostały wykorzystane do aktualizacji map rozmieszczenia lykopodiofitów w Polsce.

Arana, M. D., & Øllgaard, B. (2012). Revisión de las Lycopodiaceae (Embryopsida, Lycopodiidae) de Argentina y Uruguay [Revision of the Lycopodiaceae (Embryopsida, Lycopodiidae) from Argentina and Uruguay]. *Darwiniana, 50*(2), 266–295.

Ardelmann, U., Horn, K., Schiemionek, A., & Bennert, H.W. (1995). Verbreitung, Vergesellschaftung, Ökologie und Gefährdung der Flachbärlappe (*Lycopodium* sect. *Complanata*, Lycopodiaceae) in Nordrhein-Westfalen [Distribution, socialization, ecology and endangerment of the clubmoss (*Lycopodium* sect. *Complanata*, Lycopodiaceae) in North Rhine-Westphalia]. *Tuexenia*, *15*, 481–511.

Ascherson, P. F. A. (1895). *Isoëtes echinospora* Dur. in Pommern. [*Isoëtes echinospora* Dur. in Pomerania]. *Allgemeine botanische Zeitschrift für Systematik, Floristik, Pflanzengeographie, 1*, 95–97.

Ascherson, P., & Graebner, P. (1896–1898). *Synopsis der Mitteleuropäischen Flora Bd.I.* [*Synopsis of the Central European Flora T.I.*]. Wilhelm Engelmann Vorlag. https://doi.org/10.5962/bhl.title.35810

Ayer, W. A., Browne, L. M., Orszanska, H., Valenta, Z., & Liu, J.-S. (1989). Alkaloids of *Lycopodium selago.* On the identity of selagine with huperzine A and the structure of a related alkaloids. *Canadian Journal of Chemistry, 67*(10), 1538–1540. https://doi.org/10.1139/v89-234

Ayer, W. A., & Iverach, G. G. (1962). The structure and stereochemistry of lycodoline (Lycopodium alkaloid L.8). *Tetrahedron Letters, 3*(3), 87–92. https://doi.org/10.1016/s0040 -4039(00)71105-1

Ayer, W. A., & Kasitu, G. C. (1989). Some new *Lycopodium* alkaloids. *Canadian Journal of Chemistry, 67*(6), 1077–1086. https://doi.org/10.1139/v89-163

Ayer, W. A., & Trifonov, L. S. (1994). *Lycopodium* alkaloids. In G. A. Cordell, & A. Brossi (Eds.), *The alkaloids: Chemistry and pharmacology* (Vol. 45, pp. 233–266), Academic Press.

Bagella, S., & Caria, M. C. (2013). Sensitivity of ephemeral wetland swards with *Isoëtes histrix* Bory to environmental variables: implications for the conservation of Mediterranean temporary ponds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 23*(2), 277–290. https://doi.org/10.1002/aqc.2290

Banaś, K. (2016). *The principal regulators of vegetation structure in lakes of north-west Poland. A new approach to the assembly of macrophyte communities*. Wydawnictwo Uniwersytetu Gdańskiego, Gdańsk.

Banks, J. A. (2009). *Selaginella* and 400 million years of separation. *Annual Review of Plant Biology*, *60*, 223–238. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092851

Banks, J. A., Nishiyama, T., Hasebe, M., Bowman, J. L., Gribskov, M., dePamphilis, C., Albert, V. A., Aono, N., Aoyama, T., Ambrose, B. A., Ashton, N. W., Axtell, M. J., Barker, E., Barker, M. S., Bennetzen, J. L., Bonawitz, N. D., Chapple, C., Cheng, C., Correa, L. G., Dacre, M., ... & Grigoriev, I. V. (2011). The Selaginella genome identifies genetic changes associated with the evolution of vascular plants. *Science (New York, N.Y.)*, *332*(6032), 960–963. https://doi.org/10.1126/science.1203810

Baranov, F. (1925). Entwicklungsgeschichte des Sporangiums und der Sporen von *Lycopodium clavatum* L. [Development of sporangia and spores of *Lycopodium clavatum* L.]. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 43,* 352–360. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1438-8677.1925.tb00896.x

Barclay, B. D. (1931). Origin and Development of Tissues in Stem of *Selaginella wildenovii*. *Botanical Gazette*, *91*(4), 452–461. http://www.jstor.org/stable/2471349

Barni, E., Minuzzo, C., Gatto, F., Lonati, M., Abeli, T., Amosso, C., Rossi G., & Siniscalco, C. (2013). Estimating influence of environmental quality and management of channels on survival of a threatened endemic quillwort. *Aquatic Botany, 107*, 39–46. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.01.009

Barrows, F. L., (1935). *Propagation of Lycopodium. II. Endophytic fungus in gametophyte and sporophyte*. Boyce Thompson Institute, Columbia University.

Bartz, M. (2020). Modelowa paproć *Ceratopteris richardii* w badaniach nad funkcjonowaniem komórek roślinnych [Model fern *Ceratopteris richardii* in research on the functioning of the plant cells]. *Postępy Biologii Komórki*, *47*(1), 37–58.

Bateman, R. M. (1996). An overview of Lycophyte phylogeny. In J. M. Camus, M. Gibby, & R. J. Johns (Eds.), *Pteridology in perspective* (pp. 405–415). Royal Botanical Gardens, Kew.

Bateman, R. M., Crane, P. R., DiMichele, W. A., Kenrick, P. R., Rowe, N. P., Speck, T., & Stein, W. E. (1998). Early evolution of land plants: Phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *29*, 263–292. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.263

Bateman, R. M., DiMichelle, W. A., & Willard, D. A. (1992). Experimental cladistic analyses of anatomically preserved arborescent lycopsids from the Carboniferous of Euramerica: An essey in paleobotanical phylogenetics. *Annals of the Missouri Botanical Garden, 79*(3), 500–559. https://doi.org/10.2307/2399752

Bateman, R. M., Kenrick, P., & Rothwell, G.W. (2007). Do eligulate herbaceous lycopsids occur in Carboniferous strata? *Hestia eremosa* gen. et sp. nov. from the Mississippian of Oxroad Bay, East Lothian, Scotland. *Review of Palaeobotany and Palynology, 144*(3–4), 323–335. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.08.002

Bauer, D. S., Prado, J., Trovó, M., Coan, A. I., Stützel, T., & Schulz, C. (2016). Megaspore investigations of *Selaginella* species from São Paulo, Brazil. *American Fern Journal*, *106*(2), 55–86. http://www.jstor.org/stable/44076086

Beck, C. B., Schmid, R., & Rothwell, G. W. (1982). Stelar Morphology and the Primary Vascular System of Seed Plants. *Botanical Review*, *48*(4), 691–815.

Beck, H. E., Zimmermann, N. E., McVicar, T. R., Vergopolan, N., Berg, A., & Wood, E. F. (2018). Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific Data*, *5*, 180214. https://doi.org/10.1038/sdata.2018.214

Beck, H. E., Zimmermann, N. E., McVicar, T. R., Vergopolan, N., Berg, A., & Wood, E. F. (2020). Publisher Correction: Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific Data*, *7*, 274. https://doi.org/10.1038/s41597-020-00616-w

*Becker, L. (1875). Bericht über die Thätigkeit der Botanischen Section der Schlesischen Gesellschaft. Sitzung vom. 29. Januar [Report on the activities of the Botanical Section of the Silesian Society. Session from January 29th]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterlandische Cultur. Enthält den Generalbericht über die Arbeiten und Veränderungen der Gesselschaft im Jahre 1874*, *52*, 82–83.

Beerling, D., & Fleming, A. (2007). Zimmermann's telome theory of megaphyll leaf evolution: a molecular and cellular critique. *Current Opinion in Plant Biology, 10*, 4–12. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.11.006

Bennert, W. H. (1999). *Die seltenen und gefährdeten Farnpflanzen Deutschlands. Biologie, Verbreitung, Schutz* [*The rare and endangered fern plants in Germany. Biology, dissemination, protection*]. Landwirtschaftsverlag, Münster-Hiltrup. https://doi.org/10.13140/2.1.3516.2884

Bennert, H. W., Horn, K., Kauth, M., Fuchs, J., Jakobsen, I. S. B., Øllgaard, B., Schnittler, M., Steinberg, M., & Viane, R. (2011). Flow cytometry confirms reticulate evolution and reveals triploidy in Central European *Diphasiastrum* taxa (Lycopodiaceae, Lycophyta). *Annals of Botany, 108*(5), 867–876. https://doi.org/10.1093/aob/mcr208

Berchtold, F., & Presl, J. S. (1820). *O Přirozenosti Rostlin* [*On the nature of plants*]. Praha.

Berdau, F. (1890). *Flora Tatr, Pienin i Beskidu Zachodniego* [*Flora of the Tatra Mountains, Pieniny and Western Beskids*]. Druk J. Filipowicza (dawniej J. Bergera).

Bernhardi, J. J. (1801). Tentamen alterum filices in genera redigendi, auctore Dr I. I. Bernhardi [Another attempt to classify ferns into genera by Dr I.I. Bernhardi]. In H. A. Schrader (Ed.), *Journal für die Botanik 2*, 121–136. https://www.digitale-sammlungen.de/en/view/bsb10303230?page=133

Bernhardi, J. J. (1806). Dritter Versuch einer Anordnung der Farnkräuter [Third attempt at arranging the ferns]. In H. A. Schrader (Ed.), *Neues Journal für die Botanik 1*(3), 1–50. https://www.biodiversitylibrary.org/item/137820#page/211/mode/1up

Bertho, A., & Stoll, A. (1952). Bärlapp – Alkaloide, I. Mitteil.: zur Kenntnis der Alkaloide aus *Lycopodium annotinum* L. [Clubmoss – Alkaloids, I. The knowledge of the alkaloids from *Lycopodium annotinum* L.]. *Chemische Berichte, 85*(7–8), 663–685. https://doi.org/10.1002/CBER.19520850703

Bertolli, A., & Prosser, F. (2014). Segnalazioni floristiche Tridentine [Floristic reports of Tridentine]. IX *Annali del Museo civico di Rovereto, Sezione: Archeologia, Storia, Scienze Naturali, 29* (2013), 131–174.

Bi, Y. F., Zheng, X. K., Feng, W. S., & Shi, S. P. (2004). Isolation and structural identification of chemical constituents from *Selaginella tamariscina* (Beauv.) Spring. *Yao xue xue bao = Acta pharmaceutica Sinica, 39*(1), 41–45.

Białecka, K. (1968). Notatki florystyczne z grupy Pilska w Beskidzie Wysokim [Floristic notes from the Mt. Pilsko group in the High Beskid (Polish Western Carpathians Mts.)]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica, 14(*4), 417–422.

Białecka, K. (1982). *Rośliny naczyniowe grupy Pilska w Beskidzie Żywieckim* [*Vascular plants of the Pilsko group in the Beskid Żywiecki Mts. (Polish Western Carpathians)*]. PWN.

Biegański, J. (1894). *Rośliny lekarskie i ich uprawa* [*Medicinal plants and their cultivation*]. Nakł. Towarzystwa Farmaceutycznego Warszawskiego, Warszawa.

Bienfait, A., & Waterkeyn, L. (1974). Contribution à l'étude systématique des *Selaginella*. Spécificité des formations callosiques foliaires observées en fluorescence [Contribution to the systematic study of *Selaginella*. Specificity of callose formation in leaves observed in fluorescence]. *Bulletin Du Jardin Botanique National de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van België*, *44*(3/4), 295–302. https://doi.org/10.2307/3667675

Bierhorst, D. W. (1971). *Morphology of Vascular Plants.* New York: Macmillan.

Bilderback, D. E. (1987). Association of mucilage with the ligule of several species of *Selaginella*. *American Journal of Botany*, *74*(7), 1116–1121. https://doi.org/10.2307/2443953

Bilderback, D. E., & Slone, J. H. (1987). The ultrastructure of the secreting ligule of *Selaginella kraussiana*. *Botanical Gazette*, *148*(4), 413–419. http://www.jstor.org/stable/2995295

Blackmore, S., Takahashi, M., Uehara, K., & Wortley, A. H. (2012). Development of megaspores and microspores in *Isoetes japonica* A. Br. (Lycopodiophyta: Isoetaceae). *Grana*, *51*(2), 84–96. https://doi.org/10.1080/00173134.2012.677059

Bociąg, K. (1999). New sites for *Isoëtes echinospora* (*Isoëtaceae*) in the Pomeranian lakes (NW Poland). *Fragmenta Floristica et Geobotanica*, *44*(2): 423–427.

Bödeker, K. (1881). Lycopodin, das erste Alkaloïd der Gefässkryptogamen [Lycopodin, the first alkaloid of the vascular cryptogams]. *Liebigs Annalen der Chemie, 208*(3), 363–367. https://doi.org/10.1002/jlac.18812080308

Braekman, J. C., Nyembo, L., Bourdoux, P., Kahindo, N., & Hootele, C. (1974). Distribution des alcaloides dans le genre *Lycopodium* [Distribution of alkaloids in the genus *Lycopodium*]. *Phytochemistry*, *13*(11), 2519–2528. https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)86930-7

Braekman, J. C., Nyembo, L., & Symoens, J. J. (1980). Chimiotaxonomie des lycopodiales: distribution des alcaloïdes [Chemotaxonomy of Lycopodiales: Distribution of alkaloids]. *Phytochemistry, 19*(5), 803–807. https://doi.org/10.1016/0031-9422(80)85115-6

Brighigna, L., Bennici, A., Tani, C., & Tani, G. (2002). Structural and ultrastructural characterization of *Selaginella lepidophylla*, a desiccation-tolerant plant, during the rehydration process. *Flora, 197*(2), 81–91. https://doi.org/10.1078/0367-2530-00018

Brooks, K. E. (1973). Reproductive biology of *Selaginella*: I. Determination of megasporangia by 2-chloroethylphosphonic acid, an ethylene-releasing compound. *Plant Physiology*, *51*(4), 718–722. http://www.jstor.org/stable/4263197

Bróż, E., & Przemyski, A. (2009). The red list of vascular plants in the Wyżyna Małopolska Upland (S Poland). In Z. Mirek, & A. Nikel (Eds.), *Rare, relict and endangered plants and fungi in Poland* (pp. 113–136). W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.

Bruce, J. G. (1972). Observations of the occurrence of the prothalia of *Lycopodium inundatum. American Fern Journal, 62*(3), 82–87. https://doi.org/10.2307/1546440

Bruce, J. G. (1976a). Development and distribution of mucilage canals in *Lycopodium*. *American Journal of Botany*, *63*(4), 481–491. https://doi.org/10.2307/2441916

Bruce, J. G. (1976b). Comparative studies in the biology of *Lycopodium carolinianum*. *American Fern Journal*, *66*(4), 125–137. https://doi.org/10.2307/1546464

Bruce, J. G. (1976c). Gametophytes and subgeneric concepts in *Lycopodium*. *American Journal of Botany, 63*(7), 919–924. https://doi.org/10.2307/2441749

Bruchmann, H. (1885). Das Prothallium von *Lycopodium* [The prothallium of *Lycopodium*]. *Botanisches Centralblatt, 21*, 23–28. https://www.biodiversitylibrary.org/item/31536#page/33/mode/1up

Bruchmann, H. (1898). *Über die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodien, und zwar über die von* Lycopodium clavatum, L. annotinum, L. complanatum *und* L. selago [*About prothallia and seedlings of several European lycopods, namely*

Lycopodium clavatum, L. annotinum, L. complanatum *and* L. selago]. Gotha, F. A. Perthes. https://doi.org/10.5962/bhl.title.116256
Bruchmann, H. (1905). Von den Wurzelträgern der *Selaginella Kraussiana* A. Br. [About the root carriers of *Selaginella Kraussiana*]. *Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung*, 95, 150–166.
Bruchmann, H. (1908). Das Prothallium von *Lycopodium complanatum* [The prothallium of *Lycopodium complanatum*]. *Botanische Zeitung, 66*, 169–181. https://www.biodiversitylibrary.org/item/105680#page/195/mode/1up
Bruchmann, H. (1909). Vom Prothallium der grossen Spore und von der Keimesentwicklung einiger Selaginella-Arten [On the prothallium of the megaspore and seedling development of some *Selaginella* species]. *Flora*, *99*, 12–51.
Bruchmann, H. (1910). Die Keimung der Sporen und die Entwicklung der Prothallien von *Lycopodium clavatum* L., *L. annotinum* L. und *L. selago* L. [The germination of the spores and the development of the prothallia of *Lycopodium clavatum* L., *L. annotinum* L. and *L. selago* L.]. *Flora*, *101*, 220–267. https://www.zobodat.at/pdf/Flora_101_0220-0267.pdf
Budke, J. M., Hickey, R. J., & Heafner, K. D. (2005). Analysis of morphological and anatomical characteristics of Isoetes using *Isoetes tennesseensis*. *Brittonia*, *57*, 167–182. https://doi.org/10.1663/0007-196X(2005)057[0167:AOMAAC]2.0.CO;2
Budziszewska, J., Szypuła, W., Wilk, M., & Wrzosek, M. (2011). *Paraconiothyrium babiogorense* sp. nov., a new endophyte from fir club moss *Huperzia selago* (Huperziaceae). *Mycotaxon*, *115*, 457–468. https://doi.org/10.5248/115.457
Callaghan, T. V., Headley, A. D., Svensson, B. M., Lixian, L., Lee, J. A., & Lindley, D. K. (1986). Modular growth and function in the vascular cryptogam *Lycopodium annotinum*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, *228*(1251), 195–206. http://www.jstor.org/stable/36070
Callaghan, T. V., Svensson, B. M., & Headley, A. D. (1986). The modular growth of *Lycopodium annotinum*. *Fern Gazette*, *13*(2), 65–76.
Carlquist, S., Schneider, E. L., & Kenneally, K. F. (2012). SEM studies on tracheids of Lycopodiaceae; observations on adaptations in *Phylloglossum. American Fern Journal*, 102(4), 273–282. http://www.jstor.org/stable/41809949
Caspary, R. (1878). *Isoëtes echinospora* Durieu in Preussen [*Isoëtes echinospora* Durieu in Prussia]. *Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg, 19*, 40–42. https://www.biodiversitylibrary.org/item/50867#page/60/mode/1up
Caspary, R. (1885). Vorkommen von *Isoëtes lacustris* L. und *Isoëtes echinospora* Durieu in Preussen [Occurrence of *Isoëtes lacustris* L. and *Isoëtes echinospora* Durieu in Prussia]. *Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg, 26*, 24–25. https://www.biodiversitylibrary.org/item/52615#page/106/mode/1up
Casper, S. J., & Krausch, H.-D. (1980). Pteridophyta und Anthophyta. T. 1 [Pteridophyta and Anthophyta]. In H. Ettl, J. Gerloff, & H. Heynig (Eds.), *Süsswasserflora von Mitteleuropa, Bd. 23* (pp. 49–51). VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
Čelakovsky, L. J. (1867). *Prodromus der Flora von Böhmen: enthaltend die wildwachsenden und allgemein kultivirten Gefässpflanzen des Königreiches Bd. I.* [*Prodromus of the flora of Bohemia: containing the wild growing and cultivated vascular plants of the Kingdom. Vol. I.*]. Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen. Prag: Selbstverlag des Comités.
Čeřovský, J., Ferakova, V., Holub, J., Maglocky, Š., & Proházka, F. (Eds.). (1999). *Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů ČR a SR.* Vol. 5. *Vyšši rostliny* [*Red Book of Endangered and Rare Species of Plants and Animals of the Czech Republic and the Slovak Republic*. Vol. 5. *Higher plants*]. Príroda, Bratislava.
Čeřovský, J., & Vágenknecht, V. (1999). *Lycopodiella inundata* (L.) Holub. In J. Čeřovský, V. Feráková, J. Holub, Š. Maglocký, & F. Procházka (Eds.), *Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů ČR a SR. Vol. 5. Vyšší rostliny* [*Red Book of Endangered and Rare Species of Plants and Animals of the Czech Republic and the Slovak Republic*. Vol. 5. *Higher plants*] (p. 235). Príroda, Bratislava.
Cesarczyk-Twarogowa, J. (1955). Widłaki, ich występowanie i znaczenie lecznicze [Club-mosses, their occurrence and medicinal significance]. *Annales Universitatis Paedagogicae Cracoviensis, Studia Geographica, 4*, 181–204.

Česonienė, L., Daubaras, R., Kaškonas, P., Kaškonienė, V., Maruška, A. S., Tiso, N., & Zych, M. (2018). Initial impact of clear-cut logging on dynamics of understory vascular plants and pollinators in Scots pine-dominated forests in Lithuania. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry, 42*(6), 433–4436. https://doi.org/10.3906/tar-1804-71

Chamberlain, S., Barve, V., Mcglinn, D., Oldoni, D., Desmet, P., Geffert, L., & Ram, K. (2023). *rgbif: Interface to the Global Biodiversity Information Facility API. R package version 3.7.8.* https://CRAN.R-project.org/package=rgbif

Chao, L. R., Seguin, E., Skaltsounis, A. L., Tillequin, F., & Kock, M. (1990). Synthesis of the glycoalkaloids of *Selaginella doederleinii* and structure revision of one of them. *Journal of Natural Products, 53*, 882–893. https://doi.org/10.1021/np50070a016

Chao, L. R., Seguin, E., Tillequin, F., & Kock, M. (1987). New alkaloid glycosides from *Selaginella doederleinii*. *Journal of Natural Products, 50*, 422–426. https://doi.org/10.1021/np50051a013

Chasan, R. (1992). *Ceratopteris*: A model plant for the 90s. *Plant Cell*, *2*, 113–115.

Chassagne, M. (1956). *Inventaire analytique de la flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins* [*Analytical inventory of the flora of Auvergne and neighboring regions of adjacent departments*]. P. Lechevalier (Ed.), Centre national de la recherche scientifique, Paris.

Chen, D. K., Zhou, X. M., He, H., & Zhang, L. B. (2017). *Spinulum lioui*, a new species referred as to *Lycopodium neopungens* (Lycopodiopsida: Lycopodiaceae) in China. *Phytotaxa*, *307*(2), 161–163. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.307.2.9

Chen, D.-K., Zhou, X.-M., Rothfels, C. J., Shepherd, L. D., Knapp, R., Zhang, L., Lu, N. T., Fan, X.-P., Wan, X., Gao, X.-F., He, H., & Zhang, L.-B. (2022). A global phylogeny of Lycopodiaceae (Lycopodiales; lycophytes) with the description of a new genus, *Brownseya*, from Oceania. *Taxon*, *71*(1), 25–51. https://doi.org/10.1002/tax.12597

Чхобадзе, А. Б. [Chhobadze, A. B.], & Филиппов, Д. А. [Filippov, D. A.] (2013). *Lycopodiella inundata* и *Selaginella selaginoides* в вологодской области [*Lycopodiella inundata* and *Selaginella selaginoides* in Vologda region]. *Ботанический Журнал, 98*(4), 515–532.

Chiang, S. H. T. (1976). The growth cycle of cambium and the structure of the vascular tissue in the corm of *Isoëtes taiwanensis*. *Taiwania*, *21*, 14–26.

Chiang, S. H. T., & Chen, S. Y. (1986). Components of vascular tissue in the corm of *Isoëtes taiwanensis*. *Taiwania*, *31*, 1–14.

Chmielińska, M. (1938). Widłak babimór (*Lycopodium clavatum* L.) [Clubmoss *Lycopodium clavatum* L.]. *Wydawnictwa Polskiego Komitetu Zielarskiego*, *54*, 1–9. Nakładem Polskiego Komitetu Zielarskiego.

Christenhusz, M., & Raab-Straube, von, E. (2013+). Lycopodiophytina. In Euro+Med Plantbase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Published at http://www.europlusmed.org Dostęp: 25.05.2023.2022

Christenhusz, M. J. M., Zhang, X. C., & Schneider, H. (2011). A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa*, *19*, 7–54. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.19.1.2

Chu, M. C.-Y. (1974). A comparative study of the foliar anatomy of *Lycopodium* species. *American Journal of Botany, 61*(7), 681–692. https://doi.org/10.2307/2441781

Church, A. H. (1904). *On the relation of phyllotaxis to mechanical laws*. Williams and Norgate.

Cieszko, J., & Kucharczyk, M. (1997). Nieczynne piaskownie jako wtórne siedliska występowania widłaczka torfowego *Lycopodiella inundata* (L.) Holub. [Closed sand pits as secondary habitats for the occurrence of *Lycopodiella inundata* (L.) Holub]. In S. Wika (Ed.), *Roślinność obszarów piaszczystych* [*Vegetation in sandy areas*] (pp. 50–60). WBiOŚ UŚ, ZJPK, Katowice-Dąbrowa Górnicza.

Cieszko, J., & Kucharczyk, M. (1999a). Dynamika populacji widłaczka torfowego nad jeziorem Piaseczno (Polesie Lubelskie) w warunkach silnej antropopresji [Population dynamics of marsh clubmoss in Lake Piaseczno (Polesie Lubelskie) under anthropopressure]. *Przegląd Przyrodniczy, 10*(3–4), 141–149.

Cieszko J., & Kucharczyk, M. (1999b). Populacje widłaczka torfowego *Lycopodiella inundata* (L.) Holub na siedliskach antropogenicznych [Populations of *Lycopodiella inundata* (L.) Holub in anthropogenic habitats. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą, 55*(2), 79–90.

Cody, W. J., & Britton, D. M. (1989). *The ferns and fern allies of Canada*. Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa.

Cook, M. E., & Friedman, W. E. (1998). Tracheid structure in a primitive extant plant provides an evolutionary link to earliest fossil tracheids. *International Journal of Plant Sciences*, *159*(6), 881–890. https://doi.org/10.1086/314082

Crane, H. L. (2002). A study investigating genetic structure of *Lycopodiella inundata* (marsh clubmoss) using enzyme electrophoresis. M. Res. Thesis, School of Biological Sciences University of Manchester.

Criado, M. G, Väre, H. U., Nieto, A., Elias, R. B., Dyer, R., Ivanenko, Y., Ivanova, D., Lansdown R., Molina, J. A., Rouhan, G., Rumsey, F., Troìa, A., Vrba, J., & Christenhusz, M. (2017). *European Red List of Lycopods and Ferns*. IUCN, Brussels.

Cwener, A., Michalczuk, W., & Krawczyk, R. (2016). Red list of vascular plants of the Lublin Region. *Annales UMCS*, *Sect. 2*, *71*(1), 7–26.

Czarnecka, J. (2000). Obszary silnie przekształcone – szansą dla widłaczka torfowego *Lycopodiella inundata* [Strongly transformed areas – a chance for *Lycopodiella inundata*]. *Przegląd Przyrodniczy, 11*(2–3), 65–72.

Czerwiakowski, I. R. (1849) *Opisanie roślin skrytopłciowych lekarskich i przemysłowych, botaniki szczególnej część pierwsza* [*Description of cryptosexual medicinal and industrial plants, special botany, part on*]. Drukarnia Uniwersytecka, Kraków.

Czubiński, Z. (1950). Zagadnienia geobotaniczne Pomorza [Pomeranian geobotanical issues]. *Badania Fizjograficzne nad Polską Zachodnią*, *2*, 439–658.

Damboldt, J. (1962). *Lycopodium issleri* in Bayern [*Lycopodium issleri* in Bavaria]. *Bayerische Botanische Gesellschaft, 35*, 20–22.

Damboldt, J. (1963). Zur Kenntnis der Flachen Bärlappe in Bayern [To the knowledge of the *Diphasiastrum* in Bavaria]. *Bayerische Botanische Gesellschaft, 36*, 25–28. https://www.bbgev.de/band-36-1963

Damus, M., Peterson, R. L., Enstone, D. E., & Peterson, C. A. (1997). Modifications of cortical cell walls in roots of seedless vascular plants. *Botanica Acta*, *110*, 190–195. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1997.tb00628.x

Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life* (1st ed.). London, John Murray.

Dengler, N. G. (1980). The histological basis of leaf dimorphism in *Selaginella martensii. Canadian Journal of Botany*, *58*, 1225–1234. https://doi.org/10.1139/b80-152

Dengler, N. G. (1983). The developmental basis of anisophylly in *Selaginella martensii*. I. Initiation and morphology of growth. *American Journal of Botany*, *70*(2), 181–192. https://doi.org/10.2307/2443262

Diewald, W., & Horn, K. (2001). Weitere Nachweise bemerkenswerter Farnpflanzen (Pteridophyta) im Nationalpark Bayerischer Wald und angrenzenden Gebieten [Further evidence of remarkable ferns (Pteridophyta) in the Bavarian Forest National Park and adjacent areas]. *Hoppea – Denkschriften der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft*, *62*, 349–365.

Dobeš, C., & Vitek, E. (2000). *Documented chromosome number checklist of Austrian vascular plants*. Verlag des Naturhistorischen Museums Wien, Wien.

Dodds, J. S. (2022). *Lycopodium annotinum rare plant profile*. New Jersey Department of Environmental Protection, Division of Parks and Forestry, New Jersey Forest Service, Office of Natural Lands Management, New Jersey Natural Heritage Program, Trenton, NJ. https://www.nj.gov/dep/parksandforests/natural/heritage/docs/lycopodium-annotinum-stiff-club-moss.pdf

Dolzblasz, A., Myśkow, E., & Gola, E. M. (2018). Meristems of seedless vascular plants: The state of the art. In H. Fernández (Ed.), *Current Advances in Fern Research* (pp. 47–73). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75103-0_3

Domin, K. (1937a). *Lycopodium Issleri* Rouy v Československu a o variabilitě našich plavuní ze sekce Heterophylla Spring [*Lycopodium Issleri* Rouy in Czechoslovakia and on the variability of our Lycopodia of the section Heterophylla Spring]. *Rozpravy České Akademie pro Vědy a Umění, Třida 2, Vědy Mathematické, Přírodní*, *47*(19), 1–27.

Domin, K. (1937b). Dvé plavune (*Lycopodium Issleri* Rouy a *L. kablikianum* Dom.) v Československu [Two clubmosses (*Lycopodium Issleri* Rouy and *L. kablikianum* Dom.) in Czechoslovakia]. *Véda Přírodní*, *18*(7), 204.

Dostál, J. (1984a). Isoëtales. In J. Dostál, & T. Reichstein (Eds.), *Gustav Hegi: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band I: Pteridophyta–Spermatophyta: Gymnospermae, Angiospermae: Monocotyledones. Teil 1: Pteridophyta (Farnpflanzen)* [*Gustav Hegi: Illustrated Flora of Central Europe. Volume I: Pteridophyta–Spermatophyta: Gymnospermae, Angiospermae: Monocotyledones. Part 1: Pteridophyta (ferns)*] (3rd ed., pp. 50–54). Weissdorn-verlag.

Dostál, J. (1984b). Klasse Lycopsida [The Class Lycopsida]. In J. Dostál, & T. Reichstein (Eds.), *Gustav Hegi: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band I: Pteridophyta–Spermatophyta: Gymnospermae, Angiospermae: Monocotyledones. Teil 1: Pteridophyta (Farnpflanzen)* [*Gustav Hegi: Illustrated Flora of Central Europe. Volume I: Pteridophyta–Spermatophyta: Gymnospermae, Angiospermae: Monocotyledones. Part 1: Pteridophyta (ferns)*] (3rd ed., pp. 16–42). Weissdorn-verlag.

Dostál, J. (1984c). *Selaginellaceae* L. In J. Dostál, & T. Reichstein (Eds.), *Gustav Hegi: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band I: Pteridophyta–Spermatophyta: Gymnospermae, Angiospermae: Monocotyledones. Teil 1: Pteridophyta (Farnpflanzen)* [*Gustav Hegi: Illustrated Flora of Central Europe. Volume I: Pteridophyta–Spermatophyta: Gymnospermae, Angiospermae: Monocotyledones. Part 1: Pteridophyta (ferns)*] (3rd ed., pp. 43–49). Weissdorn-verlag.

Dragendorff, G. (1898). *Die Heilpflanzen der verschiedenen Völker und Zeiten: ihre Anwendung, wesentlichen Bestandtheile und Geschichte. Ein Handbuch für Arzte, Apotheker, Botaniker und Droguisten* [*The medicinal plants of different nations and times. Their application, essential components and history. A handbook for doctors, pharmacists, botanists and druggists*]. Verlag von Ferdinand Enke, Stuttgart.

Druce, G. G. (1882). On *Lycopodium complanatum* as a British plant. *Journal of Botany, London 20*, 321–323.

Drymmer, K. (1891). Sprawozdanie z wycieczki botanicznéj, odbytéj do powiatu Tureckiego i Sieradzkiego w roku 1889 i 1890 [Report from a botanical trip to the Turecki and Sieradz districts in 1889 and 1890]. *Pamiętnik Fizyjograficzny, 11*(Dział III), 41–66. https://www.biodiversitylibrary.org/item/172439#page/464/mode/2up

Du Mortier, B.-C. 1829. *Analyse des familles des plantes: avec l'indication des principaux genres qui s'y rattachent* [*Analysis of the families of plants: with the indication of the main genera included*]. Tournay, Casterman.

*Dubiel, E. (2003). *Rośliny naczyniowe Puszczy Niepołomickiej* [*Vascular plants of the Niepołomice forest*]. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.

Dunlop, D. W. (1949). Notes on the cytology of some lycopsids. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, *76*(4), 266–277. https://doi.org/10.2307/2482320

Duy, N. V., Vinh, T. T., Nguyen, H. N., Vu, T. C., Trieu, L. G., Hau, H. V., & Tran, V. T. (2016). A new combination and a new species in *Phlegmariurus* (Herter) Holub (Lycopodiaceae) from Southern Vietnam. *Adansonia*, *38*(2), 151–157. https://doi.org/10.5252/a2016n2a1

Eames, A. J. (1942). Illustrations of some Lycopodium gametophytes. *American Fern Journal, 32*(1), 1–12. https://doi.org/10.2307/1544975

Eichler, A. W. (1886). *Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik* [*Syllabus of the lectures on special and medical-pharmaceutical botany*] (4th ed.). Gebrüder Borntraeger.

Ehrenberg, L. (1945). Kromosomtalen hos några Kärlväxter [The chromosome numbers of some vascular plants]. *Botaniska Notiser, 4*, 430–437.

Elven, R., Murray, D. F., Razzhivin, V., & Yurtsev, B. A. (Eds.) (2011). Annotated checklist of the Panarctic Flora (PAF).

*Engler, A. (1869). Verzeichnis der im Jahre 1868 bekannt gewordenen Fundorte neuer und seltenerer Phanerogamen und Gefawsskryptogamen Schlesiens [Directory of new and rarer phanerogams and vascular cryptogams found in Silesia that became known in 1868]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Enthält den Generalbericht über die Arbeiten und Veränderungen der Gesellschaft im Jahre 1868*, *46*, 104–120.

*Engler, A. (1870). Verzeichnis der im Jahre 1869 bekannt gewordenen Fundorte neuer und weniger haeufiger Phanerogamen und Gefaesskryptogamen Schlesiens [Directory of new and rarer phanerogams and vascular cryptogams found in Silesia that became known in 1869]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Enthält den Generalbericht über die Arbeiten und Veränderungen der Gesellschaft im Jahre 1869*, *47*, 103–120.

Engler, A. (1892). *Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik* [*Syllabus of the lectures on special and medical-pharmaceutical botany*] (3rd ed.). Gebrüder Borntraeger.

Engler, A. (1903). *Syllabus der Pflanzenfamilien* [*Syllabus of Plant Families*] (3rd ed.). Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin.

Euro+Med Plantbase, (1993+) – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Published at http://www.europlusmed.org. Dostęp: 25.05.2023.

Evert, R. F. (2006). *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development* (3rd ed.). John Wiley & Sons. http://dx.doi.org/10.1002/0470047380

Fabiszewski, J., & Kwiatkowski, P. (2002). Threatened vascular plants of the Sudeten Mountains. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, *71*(4), 339–350.

Fang, T., Motte, H., Parizot, B., & Beeckman, T. (2021). Early "rootprints" of plant terrestrialization: Selaginella root development sheds light on root evolution in vascular plants. *Frontiers in Plant Science*, *12*, 735514. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.735514

Felbaba-Klushina, L. M., & Votkalchuk, K. A. (2015). The state and prospects of preservation of some rare and relic species *Lycopodiophyta* at southern megaslope of the Ukrainian Carpathians (Transcarpathia). *Чорноморський Ботанічний Журнал*, *11*(2), 138–145. https://doi.org/10.14255/2308-9628/15.112/1

Fiek, E. (1881). *Flora von Schlesien preussischen und österreichischen Antheils, enthaltend die wildwachsenden, verwilderten und angebauten Phanerogamen und Gefäss-Cryptogamen* [*Flora of Prussian Silesia and Austria, containing the wild and cultivated phanerogams and vascular cryptogams*]. J. U. Kern's Verlag.

*Fiek, E., & Schube, T. (1890–1896). Die Ergebnisse der Durchforschung der Schlesischen Phanerogamenflora im Jahre 1889-1895 [The results of the research of the Silesian phanerogame flora in the years 1889-1895]. *Jahres-Bericht Der Schlesischen Gesellschaft Für Vaterländische Cultur*, 67–73.

Field, A. R., Testo, W., Bostock, P. D., Holtum, J. A. M., & Waycott, M. (2016). Molecular phylogenetics and the morphology of the Lycopodiaceae subfamily Huperzioideae supports three genera: *Huperzia, Phlegmariurus,* and *Phylloglossum. Molecular Phylogenetics and Evolution, 94*(B), 635–657. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.09.024

Flora of North America Editorial Committee (Eds.) (1993+). *Flora of North America North of Mexico* [Online]. http://floranorthamerica.org/

FloraVeg.EU – Database of European Vegetation, Habitats and Flora. https://floraveg.eu; dostęp: 15.05.2023.

Foster, A. S, & Gifford, E.M. (1974). *Comparative morphology of vascular plants*. W. H. Freeman and Co.

Fox, D. L., & Wells, J. R. (1971). Schemochromic blue leaf-surfaces of *Selaginella*. *American Fern Journal*, *61*(3), 137–139. https://doi.org/10.2307/1546644

Freeberg, J. A. (1962). *Lycopodium* prothalli and their endophytic fungi as studied *in vitro*. *American Journal of Botany*, *49*(5), 530–535. https://doi.org/10.2307/2439425

Freeberg, J. A., & Wetmore, R. H. (1957). Gametophytes of *Lycopodium* as grown *in vitro*. *Phytomorphology, 7*(2), 204–217.

Freeberg, J. A., & Wetmore, R. H. (1967). The Lycopsida – a study in development. *Phytomorphology*, *17*, 78–91.

Friedman, W. E., & Cook, M. E. (2000). The origin and early evolution of tracheids in vascular plants: integration of palaeobotanical and neobotanical data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, *355*(1398), 857–868. https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0620

Fujinami, R., Nakajima, A., Imaichi, R., & Yamada, T. (2021). *Lycopodium* root meristem dynamics supports homology between shoots and roots in lycophytes. *New Phytologist*, *229*, 460–468. https://doi.org/10.1111/nph.16814

Fujinami, R., Yamada, T., Nakajima, A., Takagi, S., Idogawa, A., Kawakami, E., Tsutsumi, M., & Imaichi, R. (2017). Root apical meristem diversity in extant lycophytes and implications for root origin. *New Phytologist, 215*(3), 1210–1220. https://doi.org/10.1111/nph.14630

Garratt, M. J., Tims, J. D., Rickards, R. B., Chambers, T. C., & Douglas, J. G. (1984). The appearance of *Baragwanathia* (Lycophytina) in the Silurian. *Botanical Journal of the Linnean Society, 89*(4), 355–358. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1984.tb02566.x

Garrett, M, & Kantvilas, G. (1992). Morphology, ecology and distribution of *Isoetes* L. in Tasmania. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, *126*, 115–122. https://doi.org/10.26749/rstpp.126.115

GBIF, (2023). *Global Biodiversity Information Facility*. https://www.gbif.org/

Gensel, P. G. (1992). Phylogenetic relationship of the Zosterophylls and Lycopsids: evidence from morphology, paleoecology, and cladistic methods of inference. *Annals of the Missouri Botanical Garden, 79*, 450–473. https://doi.org/10.2307/2399750

Gensel, P. G., & Berry, C. M. (2001). Early Lycophyte evolution. *American Fern Journal, 91*(3), 74–98. https://doi.org/10.1640/0002-8444(2001)091[0074:ELE]2.0.CO;2

Gerald-Wyżycki, J. (1845). *Zielnik ekonomiczno techniczny. T. II.* [*Economic and technical herbarium. Vol. II*]. Wilno, drukiem Józefa Zawadzkiego. https://www.wbc.poznan.pl/dlibra/show-content/publication/edition/64454?id=64454

Ghaffar, R., Weidinger, M., Mähnert, B., Schagerl, M., & Lichtscheidl, I. (2018). Adaptive responses of mature giant chloroplasts in the deep-shade lycopod *Selaginella erythropus* to prolonged light and dark periods. *Plant, Cell & Environment*, *41*(8), 1791–1805. https://doi.org/10.1111/pce.13181

Gifford, E. M., & Foster, A. S. (1989). *Morphology and evolution of vascular plants* (3rd ed). W. Freeman.

Gilman, A. V. (2004). *Lycopodiella alopecuroides* (L.) Cranfill (foxtail bog clubmoss) conservation and research plan for New England. New England Wild Flower Society, Framingham, Massachusetts, USA.

Gilman, A. V., & Testo, W. L. (2015). Use of gemma characters to identify North American *Huperzia* (Lycopodiaceae). *American Fern Journal, 105*(33), 145–161. https://doi.org/10.1640/0002-8444-105.3.145

Giorgi, A. F.-D., Holderegger, R., & Schneller, J. J. (1997). Aspects of spore dispersal in *Selaginell*a. *American Fern Journal*, *87*(3), 93–103. https://doi.org/10.2307/1547269

Glover, B. J., & Whitney, H. M. (2010). Structural colour and iridescence in plants: the poorly studied relations of pigment colour. *Annals of Botany*, *105*(4), 505–511. https://doi.org/10.1093/aob/mcq007

Głowacki, Z., Falkowski, M., Krechowski, J., Marciniuk, J., Marciniuk, P., Nowicka-Falkowska, K., & Wierzba, M. (2003). Czerwona lista roślin naczyniowych Niziny Południowopodlaskiej [Red list of vascular plants of the South Podlasie Lowland]. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, *59*(2), 5–41.

Goebel, K. (1887). Ueber Prothallien und Keimpflanzen von *Lycopodium inundatum* [On prothallia and seedlings of *Lycopodium inundatum*]. *Botanische Zeitung 45*(11), 161–168; (12), 177–190. Arthur Felix Verlag. https://www.biodiversitylibrary.org/item/104953#page/119/mode/1up

*Göppert, H. R. (1865). Eine botanische Excursion in‘s Eiesengebirge vom 26. bis 20. Juni 1863 [A botanical excursion to the Eisengebirge from June 26th to 20th, 1863]. *Jahres-Bericht Der Schlesischen Gesellschaft Für Vaterländische Cultur. Enthält Den Generalbericht Über Die Arbeiten Und Veränderungen Der Gesellschaft Im Jahre 1864*, *42*, 126–140.

Gola, E. (1996). Phyllotaxis diversity in *Lycopodium clavatum* L. and *Lycopodium annotinum* L. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 65*, 235–247. https://doi.org/10.5586/asbp.1996.036

Gola, E. M. (2014). Dichotomous branching: the plant form and integrity upon the apical meristem bifurcation. *Frontiers in Plant Science, 5*, 263. https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00263

Gola, E. M., & Banasiak, A. (2016). Diversity of phyllotaxis in land plants in reference to the shoot apical meristem structure. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 85*(4), 3529. https://doi.org/10.5586/asbp.3529

Gola, E. M., Dolzblasz, A., Otręba, P., & Śliwińska-Wyrzychowska, A. (2015). Development of abnormal strobili in *Lycopodium annotinum* as an example of the reversion phenomenon in lower vascular plants. *Botany, 93*, 701–707. https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0051

Gola, E. M., & Jernstedt, J. A. (2011). Impermanency of initial cells in *Huperzia lucidula* (Huperziaceae) shoot apices. *International Journal of Plant Sciences, 172*, 847–855. https://doi.org/10.1086/660878

Gola, E. M., & Jernstedt, J. A. (2016). Vascular structure contributes to shoot sectoriality in *Selaginella kraussiana*. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, *85*(3), 3515. https://doi.org/10.5586/asbp.3515

Gola, E. M., Jernstedt, J. A., & Zagórska-Marek, B. (2007). Vascular architecture in shoots of early divergent vascular plants, *Lycopodium clavatum* L. and *Lycopodium annotinum* L. *New Phytologist, 107*(4), 774–786. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02050.x

González, H. A., Arana, M. D., Brussa C. A., & Muñoz, F. (2016). Primer registro de *Lycopodium clavatum* (Lycopodiaceae) para Uruguay [First record of *Lycopodium clavatum* (Lycopodiaceae) for Uruguay]. *Darwiniana, Nueva Serie*, *4*(2), 212–216. https://doi.org/10.14522/darwiniana.2016.42.710

Gos, K., & Bociąg, K. (2003). Uzupełnienie do listy jezior lobeliowych w Polsce [Supplement to the list of lobelia lakes in Poland]. *Badania Fizjograficzne nad Polską Zachodnią*, *B*, *52*, 151–158.

Gould, K. S., & Lee, D. W. (1996). Physical and ultrastructural basis of blue leaf iridescence in four Malaysian understory plants. *American Journal of Botany*, *83*, 45–50. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb13872.x

Granoszewski, W. (2003). Late Pleistocene vegetation history and climatic changes at Horoszki Duże, eastern Poland: a palaeobotanical study. *Acta Palaeobotanica*, *Suppl*., *4*, 3–95.

Härtel, K. (1937). Studien an Vegetationspunkten einheimischer Lycopodien [Studies at shoot vegetative apex of native lycopods]. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 25*(2), 124–169.

Haines, A. (2003). *The families Huperziaceae and Lycopodiaceae of New England. A taxonomic and ecological reference*. V. F. Thomas Co.

Halldorsdottir, E. S., Kowal, N. M., & Olafsdottir, E. S. (2015). The Genus *Diphasiastrum* and its *Lycopodium* alkaloids. *Planta Medica, 81*, 995–1002. http://doi.org/10.1055/s-0035-1546182

Halldorsdottir, E. S., Palmadottir, R. H., Nyberg, N. T., & Olafsdottir, E. S. (2013). Phytochemical analysis of alkaloids from the Icelandic club moss *Diphasiastrum alpinum*. *Phytochemistry Letters, 6*(3), 355–359. https://doi.org/10.1016/j.phytol.2013.04.004

Harrison, C. J., Rezvani, M., & Langdale, J. A., (2007). Growth from two transient apical initials in the meristem of *Selaginella kraussiana*. *Development*, *134*, 881–889. https://doi.org/10.1242/dev.001008

Hassler, M. (2023). Checklist of Ferns and Lycophytes of the World. In O. Bánki, Y. Roskov, M. Döring, G. Ower, L. Vandepitte, D. Hobern, D. Remsen, P. Schalk, R. E. DeWalt, M. Keping, J. Miller, T. Orrell, R. Aalbu, R. Adlard, E. M. Adriaenssens, C. Aedo, E. Aescht, N. Akkari, S. Alexander, *et al.*, *Catalogue of Life Checklist* (16.4, Sep 2023). https://doi.org/10.48580/df7lv-3dc

Haupt, W. (1973). Role of light in chloroplast movement. *BioScience*, *23*(5), 289–296. https://doi.org/10.2307/1296437

Hausenstein, E., Sempe, J., & Godoy, R. (1981). Hallazgo de *Selaginella apoda* (L.) Fern. (Selaginellaceae-Pteridophyta) en los alredores de Valdivia, Chile [Finding of *Selaginella apoda* (L.) Fern. (Selaginellaceae-Pteridophyta) in the vicinity of Valdivia, Chile]. *Darwiniana*, *23*(2/4), 517–522.

Hayne, F. G. (1828). Getreue Darstellung und Beschreibung der in der Arzneykunde gebräuchlichen Gewächse, wie auch solcher, welche mit ihnen verwechselt werden können [Accurate presentation and description of the plants commonly used in medicinal science, as well as those that can be confused with them]. *Archiv der Pharmazie, Pharmaceutical and Medicinal Chemistry*, *25*, 209–215. https://doi.org/10.1002/ardp.18280250213

Headley, A. D., & Callaghan, T. V. (1990). Modular growth of *Huperzia selago* (Lycopodiaceae: Pteridophyta). *Fern Gazette, 13*(7), 361–372. https://www.biodiversitylibrary.org/item/120615#page/393/mode/1up

Hébant, C., & Lee, D. W. (1984). Ultrastructural basis and developmental control of blue iridescence in Selaginella leaves. *American Journal of Botany*, *71*(2), 216–219. https://doi.org/10.2307/2443748

Hegi, G. (1906). *Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Mit besonderer Berücksichtigung von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. Zum Gebrauche in den Schulen und zum Selbstunterricht. Band I. Pteridophyta, Gymnospermae und Monocotyledones* [*Illustrated flora of Central Europe. With special consideration of Germany, Austria and Switzerland.*

For use in schools and for self-teaching. Vol. I. Pteridophyta, Gymnospermae and Monocotyledones]. Verlag von J. F. Lehmann.
Hegnauer, R. (1962). *Chemotaxonomie der Pflanzen, Band 1* [*Chemotaxonomy of Plants. Vol. 1*]. Birkhäuser Verlag.
Hegnauer, R. (1986). *Chemotaxonomie der Pflanzen. Band VII* [*Chemotaxonomy of Plants. Vol. VII*]. Birkhäuser Verlag.
Hejný, S., & Slavík, B. (Eds.) (1988). *Květena České socialistické republiky*. Vol. 1 [*Flora of the Czech Socialist Republic. Vol. 1*]. Academia, Praha.
Hemsley, A. R., Collinson, M. E., Kovach, W. L., Vincent, B., & Williams, T. (1994). The role of self-assembly in biological systems: evidence from iridescent colloidal sporopollenin in *Selaginella* megaspore walls. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, *345*(1312), 163–173. http://www.jstor.org/stable/55955
Herrera, F., Testo, W. L., Field, A. R., Clark, E. G., Herendeen, P. S., Crane, P. R., & Shi, G. (2022). A permineralized Early Cretaceous lycopsid from China and the evolution of crown clubmosses. *New Phytologist*, *233*, 2310–2322. https://doi.org/10.1111/nph.17874
Hersey, R. E., & Britton, D. M. (1981). A cytological study of three species and a hybrid taxon of *Lycopodium* (section *Complanata*) in Ontario. *Canadian Journal of Genetics and Cytology, 23*(3), 497–504. https://doi.org/10.1139/g81-055
Herter, W. (1909). Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Lycopodium*. Studien über die Untergattung *Urostachys* [Contributions to knowledge of the genus *Lycopodium*. Studies on the subgenus *Urostachys*]. *Botanische Jahrbücher fur Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, 43*(98), 1–59. https://www.biodiversitylibrary.org/item/705#page/548/mode/2up
Herter, W. (1923). Itinera Herteriana III. Heteropteridophyta austroamericana. (Equisetales, Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales austroamericana) [Herter's journey III. Heteropteridophyta austroamericana. (Equisetales, Lycopodiales, Selaginellales, Isoëtales austroamericana)]. *Beihefte zum botanischen Centralblatt, 39*, 248–256. https://www.biodiversitylibrary.org/page/33629429
Hickey, R. J. (1986a). *Isoëtes* megaspore surface morphology: nomenclature, variation and systematic importance. *American Fern Journal*, *76*, 1–16.
Hickey, R. J. (1986b). The early evolutionary and morphological diversity of *Isoëtes,* with descriptions of two new neotropical species. *Systematic Botany*, *11*(2), 309–321. https://doi.org/10.2307/2419121
Hickey, R. J., Taylor, W. C., & Luebke, N. T. (1989). The species concept in Pteridophyta with special reference to *Isoëtes*. *American Fern Journal*, *79*(2), 78–89. https://doi.org/10.2307/1547162
Hickok, L. G., Warne, T. R., & Fribourg, R. S. (1995). The biology of the fern *Ceratopteris* and its use as a model system. *International Journal of Plant Sciences*, *156*, 332–345. http://www.jstor.org/stable/2474869
Hjelmroos-Ericsson, M. (1981). *Holocene development of Lake Wielkie Gacno area, northwestern Poland*. Thesis 10, University of Lund, pp. 1–101.
*Hoddan, (1869). Über den von Peck aufgefundenen Standort der Pilularia und ihr Verhalten daselbst, sovie über einige andere Standorte von Gefäss-Kryptogamen [On the location of Pilularia found by Peck and its behavior there, as well as on some other locations of vascular cryptogams]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Enthält den Generalbericht über die Arbeiten und Veränderungen der Gesellschaft im Jahre 1868*, *46*, 86–89.
Holub, J. (1960). Novè nebo méné známé rostliny květeny ČSSR [New and lesser known plants of the Czechoslovak Socialist Republic]. *Preslia (Praha), 32*(4), 423–425.
Holub, J. (1964). *Lycopodiella*, nový rod řádu *Lycopodiales* [*Lycopodiella*, new genus of the order *Lycopodiales*]. *Preslia (Praha), 36*(1), 16–22.
Holub, J. (1975a). *Diphasiastrum*, a new genus in Lycopodiaceae. *Preslia (Praha), 47*, 97–110.
Holub, J. (1975b). Notes on some species of *Diphasiastrum*. *Preslia (Praha) 47*, 232–240.
Holub, J. (1983). Validation of generic names in *Lycopodiaceae*: with a description of a new genus *Pseudolycopodiella*. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 18*, 439–442. https://doi.org/10.1007/BF02857270

Holub, J. (1985). Transfers of *Lycopodium* species to *Huperzia*: With a note on generic classification in Huperziaceae. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, *20*, 67–80. https://doi.org/10.1007/BF02856466

Holub, J. (1991). Some taxonomic changes within the Lycopodiales. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, *26*(1), 81–94. http://www.jstor.org/stable/4181048

Holub, J., & Procházká, F. (2000). Red list of vascular plants of the Czech Republic. *Preslia, 72*(2), 187–230.

Horn, K. (1992). *Diphasium zeilleri* (Rouy) Damboldt in Niedersachsen wiedergefunden [*Diphasium zeilleri* (Rouy) Damboldt recovered in Lower Saxony]. *Floristische Rundbriefe*, *26*(1), 26–31.

Horn, K. (1997). Verbreitung, Ökologie und Gefährdung der Flachbärlappe (*Diphasiastrum* spp., Lycopodiaceae, Pteridophyta) in Niedersachsen und Bremen [Distribution, ecology and endangerment of the clubmoss (*Diphasiastrum* spp., Lycopodiaceae, Pteridophyta) in Lower Saxony and Bremen]. *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen*, *38*, 1–83.

Horn, K., & Bennert, H. W. (2001). *Diphasiastrum oellgaardii* eine neue Flachbärlapp-Art für die Flora Hessens [*Diphasiastrum oellgaardii* a new species of *Diphasiastrum* for the flora of Hesse]. *Botanik und Naturschutz in Hessen, 13*, 33–37.

Horn, K., & Bennert, H. W. (2002). *Diphasiastrum oellgaardii* Stoor *et al.* (Lycopodiaceae, Pteridophyta), eine neue Flachbärlapp – Arten für die Flora von Österreich [*Diphasiastrum oellgaardii* Stoor *et al.* (Lycopodiaceae, Pteridophyta), a new *Diphasiastrum* species for the flora of Austria]. *Phyton (Horn, Austria), 42*(1), 125–148.

Horn, K., Diewald, W. & Hofmann, R. (1999). Neufunde bemerkenswerter Farnpflanzen (Pteridophyta) im Nationalpark Bayerischer Wald und angrenzenden Gebieten [New discoveries of remarkable ferns (Pteridophyta) in the Bavarian Forest National Park and adjacent areas]. *Hoppea – Denkschriften der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft, 60*, 371–391.

Horn, K., Diewald, W., & Scheurer, M. (2012). Weitere Nachweise bemerkenswerter Bärlappe und Farnpflanzen in Nationalpark Bayerischer Wald und in angrenzendes Gebieten (3. Beitrag) [Further evidence of remarkable clubmosses and ferns in the Bavarian Forest National Park and adjacent areas (3rd part)]. *Hoppea – Denkschriften der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft, 73*, 139–144.

Horn, K., Franke, T., Unterseher, M., Schnittler, M., & Beenjen, L. (2013). Morphological and molecular analyses of fungal endophytes of achlorophyllous gametophytes of *Diphasiastrum alpinum* (Lycopodiaceae). *American Journal of Botany*, *100*(11), 2158–2174. https://doi.org/10.3732/ajb.1300011

Horn, K., Ivanenko, Y. A., & Bennert, H. W. (2019). *Diphasiastrum × oellgaardii* Stoor *et al.* (Lycopodiaceae, Lycopodiophyta), a rare lycopod hybrid new to the flora of Turkey and Asia. *Nova Hedwigia*, *109*(3–4), 513–526. http://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2019/0544

Horn, K., Schaffert, V., Schwab, R. & Sonnberger, M. (2007). Neufunde von Flachbärlapp-Arten (*Diphasiastrum*) im hessischen Odenwald [New records of clubmoss species (*Diphasiastrum*) in the Hesse Odenwald region]. *Botanik und Naturschutz in Hessen, 20*, 97–109.

Horn, K., & Tribsch, A. (2003). Diphasiastrum – Flachbärlapp. In M. A. Fischer, W. Willner, H. Niklfeld & W. Guttermann (Eds.), *Flora von Österreich*. http://cvl.univie.ac.at/flora/index.php?title=Diphasiastrum

Horner, H. T., & Arnott, H. J. (1963). Sporangial arrangement in North American species of Selaginella. *Botanical Gazette*, *124*(5), 371–383. http://www.jstor.org/stable/2472966

Horner, H. T., & Beltz, C. K. (1970). Cellular differentiation of heterospory in *Selaginella*. *Protoplasma*, *71*, 335–341 https://doi.org/10.1007/BF01279640

Hultén, E., & Fries, M. (1986). *Atlas of North European vascular plants: North of the Tropic of Cancer (Vol. I–III)*. Koeltz Scientific Books.

Imaichi, R. (2008). Meristem organization and organ diversity. In T. A.Ranker, & C. H. Haufler (Eds.), *Biology and evolution of ferns and lycophytes* (pp.75–106). Cambridge University Press.

Imaichi, R., & Kato, M. (1989). Developmental anatomy of the shoot apical cell, rhizophore and root of *Selaginella uncinata*. *Botanical Magazine*, *Tokyo*, *102*, 369–380. https://doi.org/10.1007/BF02488120

Imaichi, R., & Kato, M. (1991). Developmental study of branched rhizophores in three *Selaginella* species. *American Journal of Botany*, *78*(12), 1694–1703. https://doi.org/10.2307/2444848

Interpretation Manual of European Union Habitats version EUR 27 (2007). European Commission DG Environment. Nature and Biodiversity. http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/docs/2007_07_im.pdf [access: 25.05.2023].

Inubushi, Y., Sano, T., & Tsuda, Y. (1964). Serratenediol: a new skeletal triterpenoid containing a seven membered ring. *Tetrahedron Letters, 5*(21), 1303–1310. http://doi.org/10.1016/s0040-4039(00)90472-6

Ishiuchi, K., Kodama, S., Kubota, T., Hayashi, S., Shibata, T., & Kobayashi, J. (2009). Lannotinidines H–J, new *Lycopodium alkaloids* from *Lycopodium annotinum. Chemical and Pharmaceutical Bulletin*, *57*, 877–881. https://doi.org/10.1248/cpb.57.877

Issler, E. 1910. Über drei in den Vogesen vorkommende Lycopodium-Formen aus der complanatum Gruppe [About three Lycopodium forms from the complanatum group occurring in the Vosges]. *Mitteilungen der Philomatischen Gesellschaft in Elsaß-Lothrigen, 4,* 433–442, *18. Jahrg*. 1910 (1911).

ITIS, (2022). *Integrated Taxonomic Information System*. https://www.itis.gov/

Ito, Y., Fujinami, R., Imaichi, R., & Yamada, T. (2022). Shared body plans of lycophytes inferred from root formation of *Lycopodium clavatum*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *10*, 930167. https://doi.org/10.3389/fevo.2022.930167

IUCN, (2023). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2022–2. https://www.iucnredlist.org. Accessed on [25.05.2023].

Иваненко, Ю. А. [Ivanenko, Yu. A.] (2007). Гибридогенные виды рода *Diphasiastrum* Holub (Lycopodiaceae) во флоре России и сопредельных государств [Hybridogenic species of the genus *Diphasiastrum* Holub (Lycopodiaceae) in the Flora of Russia and adjacent states]. Труды Первой российской птеридологической конференции и школы-семинара по птеридологии (Томск-Барнаул, 20-30 августа 2007 г.) [Proceedings of the First Russian Pteridological Conference and Seminar School on Pteridology (Tomsk-Barnaul, August 20–30, 2007)] (pp. 66–78). Издательство Томского университета [Tomsk University Press].

Иваненко, Ю. А. [Ivanenko, Yu. A.] (2016). Новые разновидности *Diphasiastrum zeilleri* (Rouy) Holub (Lycopodiaceae) [New varieties of *Diphasiastrum zeilleri* (Rouy) Holub (Lycopodiaceae). *Новости Систематики Высших Растений* [*Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*]*, 47*, 5–21.

Иваненко, Ю. А. [Ivanenko, Yu. A.], & Цвелёв, Н. Н. [Tzvelev, N. N.] (2004). О роде *Diphasiastrum* (Lycopodiaceae) в восточной Европе [On the genus *Diphasiastrum* (Lycopodiaceae) in the eastern Europe. *Ботанический Журнал, 85*(1), 100–113.

Jackowiak, B., Celka, Z., Chmiel, J., Latowski, K., & Żukowski, W. (2007). Red list of vascular flora of Wielkopolska (Poland). *Biodiversity Research and Conservation*, *5–8*, 95–127.

Jacobs, W. P. (1988). Development of procambium, xylem, and phloem in the shoot apex of *Selaginella*. *Botanical Gazette*, *149*, 64–70. http://dx.doi.org/10.1086/337692

Jakubowska-Gabara, J., & Jost-Jakubowska, B. (1978). Element górski we florze Polski Środkowej [Mountain element in the Central Poland flora]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica, 24*(2), 259–272.

Jakubowska-Gabara, J., & Kucharski, L. (1999). Ginące i zagrożone gatunki flory naczyniowej zbiorowisk naturalnych i półnaturalnych Polski Środkowej [Endangered and threatened vascular plants in natural and seminatural communities in Central Poland]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica*, *6*, 55–74.

Jakubowska-Gabara, J., Kucharski, L., Zielińska, K., Kołodziejek, J., Witosławski, P., & Popkiewicz, P. (2011). *Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce Środkowej. Gatunki chronione, rzadkie, ginące i narażone* [*Distribution of vascular plants in Central Poland. Protected, rare, endangered and vulnerable species*]. Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego.

Jalas, J., & Suominen, J. (Eds.) (1972). *Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe. 1. Pteridophyta (Psilotaceae to Azollaceae)*. Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo.

Jarzombkowski, F., Gutowska, E., Kotowska, K., & Wołkowycki, D. (2015). Nowe stanowisko *Lycopodiella inundata* (Lycopodiaceae) na tle jego rozmieszczenia w woj. podlaskim [A new locality of *Lycopodiella inundata* (Lycopodiaceae) against a background of it occurrence in the Podlasie province (NE Poland)]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica*, *22*(1), 79–88.

Jasiewicz, A. (1981). Wykaz gatunków rzadkich i zagrożonych flory polskiej [List of Rare and Endangered Plants from the Polish Flora]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica*, *27*(3), 401–414.

Jasiewicz, A., & Zarzycki, K. (1960). Zapiski florystyczne z Bieszczadów Zachodnich [Floristic notes from the Western Bieszczady]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica, 6*(3), 315–321.

Jasnowska, J., Jasnowski, M., Radomski, J., Friedrich, S., & Kowalski, W. W. A. (1999). *Botanika* [*Botany*]. Wydawnictwo BRASIKA, Szczecin.

Jermy, A. C. (1986). Subgeneric names in *Selaginella*. *Fern Gazette, 13*(2), 117–118.

Jermy, A. C. (1989). The history of *Diphasiastrum issleri* (Lycopodiaceae) in Britain and a review of its taxonomic status. *Fern Gazette, 13*(5), 257–265.

Jermy, A. C. (1990a). *Isoëtaceae*. In K. U. Kramer, & P. S. Green (Eds.), *The families and genera of vascular plants. I. Pteridophytes and Gymnosperms* (pp. 26–31). Springer-Verlag.

Jermy, A. C. (1990b). *Selaginellaceae*. In K. U. Kramer, & P. S. Green (Eds.), *The families and genera of vascular plants. I. Pteridophytes and Gymnosperms* (pp. 39–45). Springer-Verlag.

Jermy, A. C. (1993). *Diphasiastrum* J. Holub. In T. G. Tutin, N. A. Burges, A. O. Chater, J. R. Edmondson, V. H. Heywood, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters, & D. A. Webb (Eds.), *Flora Europaea. 1. Psilotaceae to Platanaceae* (2nd ed., pp. 4–5). Cambridge University Press.

Jermy, A. C., Arnold, H. R., Farrell, L., & Perring, F. H. (Eds.) (1978). *Atlas of ferns of the British Isles*. Botanical Society of the British Isles and British Pteridological Society.

Jernstedt, J. A., Cutter, E. G., Gifford, E. M., & Lu, P. (1992). Angle meristem origin and development in *Selaginella martensii. Annals of Botany*, *69*(4), 351–363. https://doi.org/ 10.1093/oxfordjournals.aob.a088352

Jernstedt, J. A., Cutter, E. G., & Lu, P. (1994). Independence of organogenesis and cell pattern in developing angle shoots of *Selaginella martensii*. *Annals of Botany*, *74*(4), 343–355. https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1127

Jessen, S. (1991). Neue Angaben zur Pteridophytenflora Osteuropas [New information on the pteridophyte flora of Eastern Europe]. *Farnblätter*, *23*, 14–47.

Jiang, Y., Li, D., Ma, X., Jiang, F., He, Q., Qiu, S., Li, Y., & Wang, G. (2018). Ionic liquid ultrasound-based extraction of biflavonoids from *Selaginella helvetica* and investigation of their antioxidant activity. *Molecules (Basel, Switzerland)*, *23*(12), 3284. https://doi.org/10.3390/molecules23123284

Jin, Z., Matsumoto, Y., Tange, T., Akiyama, T., Higuchi, M., Ishii, T., & Iiyama, K. (2005). Proof of the presence of guaiacyl–syringyl lignin in *Selaginella tamariscina*. *Journal of Wood Science*, *51*, 424–426. https://doi.org/10.1007/s10086-005-0725-8

Jin, Z., Matsumoto, Y., Tange, T., & Iiyama, K. (2007). Structural characteristics of lignin in primitive pteridophytes: *Selaginella* species. *Journal of Wood Science*, *53*, 412–418. https://doi.org/10.1007/s10086-006-0872-6

Jones, C. S., & Drinnan, A. N. (2009). The developmental pattern of shoot apices in *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Brown. *International Journal of Plant Sciences*, *170*(8),1009–1018. https://doi.org/10.1086/605118

Jonsell, B. E., & Jarvis, C. E. (1993). In C. E. Jarvis, F. R. Barrie, D. M. Allan, & J. L. Reveal (Eds), *A list of Linnaean generic names and their types*, *Vol. 127. Regnum Vegetabile* (pp. 1–100). International Association for Plant Taxonomy, Königstein.

Jonsell, B., & Karlsson, T. (2000). *Flora Nordica, Volume 1: Lycopodiaceae – Polygonaceae*. Stockholm: Bergius Foundation, Royal Swedish Academy of Sciences.

Jukonienė, L., Dobravolskaittė, R., & Sendžikaitė, J. (2016). Characteristics of atypical *Huperzia selago* subsp. *arctica* habitats to the south of distribution area. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 81*(2), 87–92. https://doi.org/10.5586/asbp.2012.016

Jundziłł, X. B. S. (1791). *Opisanie roślin w prowincyi W. X. L. naturalnie rosnących według układu Linneusza* [*Description of plants naturally growing in the G. D. L. province, according to the Linnaeus system*]. Drukarnia Pijarów, Wilno.

Junge, P. (1910). Die Pteridophyten Schleswig-Holsteins [The Schleswig-Holstein pteridophytes]. *Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten, 27*(3), (1909), 49–245. https://www.biodiversitylibrary.org/page/28974080

de Jussieu, A. L. (1789). *Genera Plantarum, secundum ordines naturales disposita juxta methodum in Horto Regio Parisiensi exaratam* [*Genera of Plants, arranged according to their natural orders according to the method laid down in the Horto Regio of Paris*]. Parisiis.

Kaplan, Z., Danihelka, J., Chrtek, J. jun., Kirschner, J., Kubát, K., Štech, M., & Štěpánek, J. (Eds.). (2019). *Klíč ke květeně České republiky* [Key to the flora of the Czech Republic] (2nd ed.). Academia.

Karrfalt, E. E., & Eggert, D. A. (1977). The comparative morphology and development of *Isoëtes* L. I. Lobe and furrow development in *I. tuckermanii* A. Br. *Botanical Gazette*, *138*, 236–247.

Karrfalt, E. E., & Eggert, D. A. (1978). The comparative morphology and development of *Isoëtes* L. III. The sequence of root initiation in three- and four-lobed plants of *I. tuckermanii* A. Br. and *I. nuttallii* A. Br. *Botanical Gazette*, *139*, 271–283.

Kato, M., & Imaichi, R. (1997). Morphological diversity and evolution of vegetative organs in pteridophytes. In K. Iwatsuki, & P. H. Raven (Eds.), *Evolution and diversification of land plants* (pp. 27–43). Springer, Tokyo. https://doi.org/10.1007/978-4-431-65918-1_2

Kaufmann, R. (2018). Entwicklung einer Strategie für die Neuetablierung von Populationen der hochgradig gefährdeten mitteleuropäischen Diphasiastrum-Arten basierend auf Untersuchungen ihrer Reproduktionsbiologie und der besiedelten Standorte [Development of a strategy for the re-establishment of populations of the highly endangered Central European *Diphasiastrum* species based on investigations of their reproductive biology and colonized locations]. PhD Thesis, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald.

Kawai, J., Tanabe, Y., Soma, S., & Ito, M. (2010). Class 1 KNOX gene expression supports the *Selaginella* rhizophore concept. *Journal of Plant Biology*, *53*, 268–274. https://doi.org/10.1007/s12374-010-9113-z

Kaźmierczakowa, R., Bloch-Orłowska, J., Celka, Z., Cwener, A., Dajdok, Z., Michalska-Hejduk, D., Pawlikowski, P., Szczęśniak, E., & Ziarnek, K. (Eds.) (2016). *Polska czerwona lista paprotników i roślin kwiatowych* [*Polish red list of pteridophytes and flowering plants*]. Instytut Ochrony Przyrody PAN.

Kaźmierczakowa, R., & Zarzycki, K. (2001). *Polska Czerwona Księga Roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe* [*Polish Plant Red Data Book: Pteridophyta and Spermatophyta*] (2nd ed.) PAN, Kraków.

Kaźmierczakowa, R., Zarzycki, K., & Mirek, Z. (2014). *Polska Czerwona Księga Roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe* [*Polish Plant Red Data Book: Pteridophyta and Spermatophyta*] (3rd ed.). Polska Akademia Nauk, Kraków.

Kącki, Z., Czarniecka, M., & Swacha, G. (2013). Statistical determination of diagnostic, constant and dominant species of the higher vegetation units of Poland. *Monographiae Botanicae*, *103*. https://doi.org/10.5586/mb.2013.001

Kenrick, P., & Crane, P. R. (1997a). *The origin and early diversification of land plants: A cladistic study*. Smithsonian Institution Press. http://doi.org/10.1017/s0016756899242367

Kenrick, P., & Crane, P. R. (1997b). The origin and early evolution plants on land. *Nature, 389*(6646), 33–39. http://doi.org/10.1038/37918

Kiedrzyński, M., Bogdanowicz, M., & Śliwińska-Wyrzychowska, A. (2015). Succession is threatening the large population of *Lycopodiella inundata* (L.) Holub on anthropogenic site. *Ecological Questions*, *22*, 67–73. https://doi.org/10.12775/EQ.2015.024

Kiew, R., & Kamin, I. (2018). Two new *Phlegmariurus* species (Lycopodiaceae) and one new combination from Peninsular Malaysia. *PhytoKeys*, *96*, 99–110. https://doi.org/10.3897/phytokeys.96.20878

Kloos, A. W., Van Oostroom, S. J., & Danser, B. H. (1948). Pteridophyta, Gymnospermae. In T. Weevers, J. Heimans, B. H. Danser, A. W. Kloos, S. J. Van Oostroom, & W. H. Wachter (Eds.), *Flora Neerlandica*, (Vol. 1(1), pp. 7–12). Amsterdam: Koninklijke Nederlandsche Botanische Vereeniging.

Kluk, K. (1808). *Dykcyonarz roślinny, w którym podług układu Linneusza są opisane rośliny nietylko kraiowe dzikie, pożyteczne, albo szkodliwe: na roli, w ogrodach, oranżeryach, utrzymywane: ale oraz y cudzoziemskie, ktoreby w kraiu pożyteczne być mogły: albo z ktorych mamy lekarstwa, korzenie, farby, etc. albo ktore jakową nadzwyczaynosc w sobie maią: ich zdatnosci lekarskie, ekonomiczne, dla ludzi, koni, bydła, owiec, pszczoł, etc. utrzymywanie etc. z poprzedzającym wykladem słow Botanicznych, y kilkorakim na końcu Rejestrem

[*Plant dictionary, in which, according to the Linnaeus system, plants not only wild, useful or harmful are described: in the fields, in gardens, orangery kept: but also foreign ones, which could be useful in the country: or from which we have medicines, roots, paints, etc. or which have some extraordinary features: their medical and economic usefulness for people, horses, cattle, sheep, bees, etc. with a preceding lecture of botanical terms, and a register at the end*. T. 2]. Drukarnia Xsięży Pijarów, Warszawa.

Koczur, A. (2004). Rośliny torfowisk wysokich w Kotlinie Orawsko-Nowotarskiej (Karpaty Zachodnie). I. Gatunki charakterystyczne dla związku *Rhynchosporion albae* [Raised bogs plants in the Orawa-Nowy Targ Basin (the Western Carpathians). I. Characteristic species of the *Rhynchosporion albae* alliance]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica, 11*(2), 271–279.

Koczur, A. (2014). Widłaczek torfowy *Lycopodiella inundata* w Kotlinie Orawsko-Nowotarskiej [Marsh club moss *Lycopodiella inundata* in the Orawa-Nowy Targ Basin]. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą, 70*(5), 472–476.

Koller, A. L., & Scheckler, S. E. (1986). Variations in microporangia and microspore dispersal in *Selaginella*. *American Journal of Botany, 73*(9), 1274–1288. https://doi.org/10.2307/2444062

Korall, P., & Taylor, W. A. (2006). Megaspore morphology in the Selaginellaceae in a phytogenetic context: A study of the megaspore surface and wall structure using scanning electron microscopy. *Grana*, *45*(1), 22–60. https://doi.org/10.1080/00173130500520453

Kornaś, J. (1957). Rośliny naczyniowe Gorców [Vascular plants of the Gorce Mts]. *Monographiae Botanicae, 5*, 1–260.

Korneck, D., & Horn, K. (2004). Verbreitung, Ökologie und Soziologie der im Hunsrück vorkommenden *Diphasiastrum*-Arten [Distribution, ecology and sociology of the *Diphasiastrum* species occurring in the Hunsrück]. *Decheniana: Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der Rheinlande und Westfalens, 157*, 53–64.

Korzeniak, J. (2008). Widłaczek (widłak) torfowy *Lycopodiella inundata* (L.) Holub [Marsh club moss *Lycopodiella inundata* (L.) Holub]. In Z. Mirek, & H. Piękoś-Mirkowa (Eds.), *Czerwona księga roślin polskich – rośliny naczyniowe* [*The red book of Polish plants – vascular plants*] (pp. 24–25). Instytut Botaniki im. W. Szafera, Instytut Ochrony Przyrody PAN.

Korzeniak, J., & Kalemba, A. (2005). Nowe stanowisko widłaczka torfowego *Lycopodiella inundata* (L.) Holub w Bieszczadach Zachodnich (Karpaty Wschodnie) [New location of marsh club moss *Lycopodiella inundata* (L.) Holub in the Western Bieszczady (Eastern Carpathians)]. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą, 61*(1), 91–95.

Korzeniak, J., & Onete, M. (2016). Distribution and conservation status of *Lycopodiella inundata* (L.) Holub in the Carpathians. *Muzeul Olteniei Craiova. Oltenia. Studii şi comunicări. Ştiinţele Naturii, 32*(2), 173–178.

Kosteletzky, X. 1831. *Allgemeine medizinisch-pharmazeutische Flora* [*General medical and pharmaceutical flora*]. Vol. 1. Borrosch & André, Prague.

Kott, L. S., & Britton, D. M. (1980). Chromosome numbers for *Isoëtes* in northeastern North America. *Canadian Journal of Botany*, *58*(8), 980–984. https://doi.org/10.1139/b80-120

Kott, L. S., & Britton, D. M. (1983). Spore morphology and taxonomy of *Isoëtes* in northeastern North America. *Canadian Journal of Botany*, *61*, 3140–3163.

Kott, L. S., & Britton, D. M. (1985). Role of morphological characteristics of leaves and the sporangial region in the taxonomy of *Isoetes* in northeastern North America. *American Fern Journal*, *75*, 44–55.

Kotula, B. (1889–1890). *Rozmieszczenie roślin naczyniowych w Tatrach* [*Distribution of vascular plants in the Tatra Mts.*]. Nakładem Wydziału Matematyczno-Przyrodniczego Akademii Umiejętności w Krakowie.

Kozak, M. (2007). Materiały do rozmieszczenia rzadkich, interesujących i zagrożonych gatunków roślin naczyniowych w Gorcach [Materials to the distribution of rare, interesting and threatened species of vascular plants in the Gorce mountain range (Polish Western Carpathians)]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica*, *14*(2), 249–259.

Kozak, M., & Pacyna, A. (2008). Widlicz (widłak) Zeillera, *Diphasiastrum zeilleri* (Rouy) Holub [Zeiller's flatten clubmoss, *Diphasiastrum zeilleri* (Rouy) Holub]. In Z. Mirek, & H. Piękoś-Mirkowa (Eds.), *Czerwona Księga Karpat Polskich: rośliny naczyniowe* [*Red Book of the*

Polish Carpathians: vascular plants] (pp. 25–27). Instytut Botaniki im. W. Szafera, Instytut Ochrony Przyrody PAN.

Kramer, K. U., & Green, P. S. (Eds.) (1990). *The families and genera of vascular plants. I. Pteridophytes and Gymnosperms.* Springer-Verlag.

Kranz, H. D., & Huss, V. A. R. (1996). Molecular evolution of pteridophytes and their relationship to seed plants: evidence from complete 18 S rRNA gene sequences. *Plant Systematics and Evolution, 202*, 1–11.

Kruatrachue, M., & Evert, R. F. (1977). The lateral meristem and its derivatives in the corm of *Isoëtes muricata. American Journal of Botany*, *64*, 310–325. https://doi.org/10.2307/2441975

Krukowski, M. (2000). Rozmieszczenie widłakowatych (*Lycophytina*) w piętrze subalpejskim Karkonoskiego Parku Narodowego [Distribution of *Lycophytina* in the subalpine zone of the Karkonosze National Park]. *Opera Corcontica, 37*, 251–258.

Krukowski, M. 2008. Występowanie *Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub w Karkonoszach Polskich [Occurrence of *Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub in the Polish Karkonosze Mountains]. *Materiały II Ogólnopolskiej Konferencji Pteridologicznej: Zasoby paprotników w Polsce i możliwości ich ochrony* (p. 11). Wrocław, 17-19 września 2008. Sekcja Pteridologiczna PTB, Instytut Biologii Roślin, Uniwersytet Wrocławski.

Kubát, K. (1974). *Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub a *D. tristachyum* (Pursh) Rothm. v Ćechách a na Moravě [*Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub and *D. tristachyum* (Pursh) Rothm. in Bohemia and Moravia]. *Preslia, 46*(4), 310–318.

Kucharski, L., & Kurzac, M. (1996). Rozmieszczenie geograficzne *Huperzia selago*, *Diphasium complanatum* i *Lepidotis inundata* (Lycopodiaceae) w Środkowej Polsce [Distribution of *Huperzia selago*, *Diphasium complanatum* and *Lepidotis inundata* (Lycopodiaceae) in Central Poland]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica, Series Polonica*, *3*, 131–139.

Кучеров, И. Б. [Kucherov, I. B.], Пучнина, Л. В. [Puchnina, L. V.], & Разумовская, А. В. [Razumovskaia, A. V.] (2009). Новые и редкие виды флоры сосудистых растений Архангельской области [New and rare vascular plants of the Arkhangelsk region flora]. *Ботанический Журнал*, *94(*2), 296–302.

Kujawska, M., Łuczaj, Ł., Sosnowska, J., & Klepacki, P. (2016). *Rośliny w wierzeniach i zwyczajach ludowych. Słownik Adama Fischera*. [*Plants in folk beliefs and customs. Adam Fischer's Lexicon*]. Polskie Towarzystwo Ludoznawcze, Wrocław.

Kukkonen, I. (1967). Studies on the variability of *Diphasium* (*Lycopodium*) *complanatum. Annales Botanici Fennici, 4*(4), 441-470. http://www.jstor.org/stable/23724163

Kukkonen, I. (1986). *Diphasiastrum complanatum* subsp. *zeilleri* (*Lycopodiaceae*): A new nomenclatural combination. *Annales Botanici Fennici, 23*(3), 265–265. http://www.jstor.org/stable/23726190

Kukkonen, I. (2000). Lycopodiaceae. In B. Jonsell, & T. Karlsson (Eds.), *Flora Nordica. Vol. 1. Lycopodiaceae to Polygonaceae* (pp. 1–13). Stockholm: Bergius Foundation, Royal Swedish Academy of Sciences.

Kupryjanowicz, M., Drzymulska, D., & Fiłoc, M. (2015). Eemian and early Weichselian *Lobelia* lakes in northeastern Poland. *Review of Palaeobotany and Palynology, 219*: 28–38. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.03.006

Kurtto, A., & Uotila, P. (2019). New combinations in the vascular flora of Finland, in the genera *Spinulum*, *Oxybasis* and *Potentilla*. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, *95*, 36–39. https://journal.fi/msff/article/view/79467

Kustosz, D. (2018). Historia badań etnobotanicznych i spis roślin dziko rosnących użytkowanych na Podhalu [The history of ethnobiological studies and the list of wild plant species used in the Podhale region]. *Etnobiologia Polska, 8*, 99–162.

Кузенева, О. И. [Kuzeneva, O. I.] (1953). Lycopodiaceae. In Б. Н. Городков [B. N. Gorodkov] (Ed.), *Флора Мурманской области, Вып. 1* [*Flora of the Murmansk region. Vol. 1*]. Академия наук СССР.

Kwiatkowski, P. (2006a). *Current state, separateness and dynamics of vascular flora of the Góry Kaczawskie (Kaczawa Mountains) and Pogórze Kaczawskie (Kaczawa Plateau)*. W. Szafer Institute of Botany. Polish Academy of Sciences.

Kwiatkowski, P. (2006b). Rośliny naczyniowe kotłów polodowcowych Karkonoszy [Vascular plants of the Karkonosze glacial pits]. *Przyroda Sudetów*, *9*, 25–46.

Kwiatkowski, P. (2008). Rośliny naczyniowe Karkonoszy i Pogórza Karkonoskiego [Vascular plants of the Karkonosze Mts. and Karkonosze Foothills]. *Przyroda Sudetów, 11*, 3–42.
Lang, W. H. (1899). The prothallus of *Lycopodium clavatum* L. *Annals of Botany, 13*(50), 279–317. http://www.jstor.org/stable/43235498
Larsén, E., & Rydin, C. (2016). Disentangling the phylogeny of *Isoëtes* (Isoëtales) using nuclear and plastid data*. International Journal of Plant Sciences, 177*, 157–174.
Lawalrée, A. (1950). *Flore générale de Belgique. Vol. 1. Ptéridophytes* [*Flora of Belgium. Vol. 1. Pteridophytes*]. Bruxelles, Jardin Botanique de l`Etat.
Lawalrée, A. (1957). Un Lycopode Ardennais méconnu, *Lycopodium issleri* [An unknown lycopod from Ardennes, *Lycopodium issleri*]. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique, 90*, 109–120. https://www.jstor.org/stable/20792271
Lee, D. W. (1997). Iridescent blue plants: some tropical plants produce color as insects do, using layered filters to create patterns of light interference. The filters' adaptive value remains a mystery. *American Scientist*, *85*, 56–63.
Lémery, N. (1733). *Dictionnaire universel des drogues simples, contenant leurs Noms, Origine, Choix, Principes, Vertus, Etimologie ; & ce qu'il y a de particulier dans les Animaux, dans les Végétaux,& dans les Minéraux : Ouvrage dépendant de la PHARMACOPE'E Universelle* [*Universal dictionary of simple drugs, containing their names, origin, choices, principles, virtues, etimology; & what is particular in animals, in plants, & in minerals: Work dependent on the PHARMACOPE'E Universelle*]. Nouvelle édition Imprimerie L. D'Houry, Paris.
*Limpricht, K. G. (1871). Flora des Isergebirges [Flora of the Izera Mountains]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterlandische Cultur. Enthält den Generalbericht über die Arbeiten und Veränderungen der Gesselschaft im Jahre 1870*, *48*, 92–94.
Lindley, J. (1847). *The vegetable kingdom, or, The structure, classification, and uses of plants illustrated upon the natural system* (2nd ed.). London Bradbury & Evans.
Lindquist, B. (1929). *Lycopodium Chamaecyparissus* A. Br. och dess förhållande till *Lycopodium complanatum* L. [*Lycopodium Chamaecyparissus* A. Br. and its relation to *Lycopodium complanatum* L.]. *Botaniska Notiser*, *2*, 89–98.
Linnéus, C. (1753). *Species plantarum* [*Plant species*]. Impensis Laurentii Salvii.
Little, D. P., Moran, R. C., Brenner, E. D., & Stevenson, D. W. (2007). Nuclear genome size in *Selaginella*. *Genome*, *50*(4), 351–356. https://doi.org/10.1139/g06-138
Liu, J. W., Huang, C. L., Valdespino, I. A., Ho, J. F., Lee, T. Y., Chesson, P., & Sheue, C. R. (2022). Morphological and phylogenetic evidence that the novel leaf structures of multivein *Selaginella schaffneri* are derived traits. *Flora*, 286. https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151976
Liu, J. W., Li, S. F., Wu, C. T., Valdespino, I. A., Ho, J. F., Wu, Y. H., Chang, H. M., Guu, T. Y., Kao, M. F., Chesson, C., Das, S., Oppenheimer, H., Bakutis, A., Saenger, P., Allen, N. S., Yong, J. W. H., Adjie, B., Kiew, R., Nadkarni, N., Huang, C. L., Chesson, P., & Sheue, C. R. (2020). Gigantic chloroplasts, including bizonoplasts, are common in shade-adapted species of the ancient vascular plant family Selaginellaceae. *American Journal of Botany*, *107*(4), 562–576. https://doi.org/10.1002/ajb2.1455
Liu, X., Gituru, W. R., & Wang, Q. F. (2004). Distribution of basic diploid and polyploid species of *Isoetes* in East Asia. *Journal of Biogeography*, *31*, 1239–1250. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01115.x
López-Sáez, J. A., Pérez-Alonso, M. J., & Negueruela, A. V. (1994). The biflavonoid pattern of *Selaginella selaginoides*. *Zeitschrift für Naturforschung*, *49c*, 265–266.
Löve, A. (1976). IOPB chromosome number reports LIII. *Taxon, 25*(4), 483–500. https://www.jstor.org/stable/1220531
Löve, A., & Löve, D. (1961a). Chromosome numbers of central and northwest European plant species. *Opera Botanica, 5*, 1–581. Stockholm: Almqvist & Wiksell.
Löve, A., & Löve, D. (1961b). Some nomenclatural changes in the European flora. I. Species and supraspecific categories. *Botaniska Notiser*, *114*(1), 33–47.
Lu, P., & Jernstedt, J.A. (1996). Rhizophore and root development in *Selaginella martensii*: Meristem transitions and identity. *International Journal of Plant Sciences*, *157*, 180–194. http://www.jstor.org/stable/2475311

Ludwig, W. (1960). Über *Lycopodium complanatum* L. var. *zeilleri* Rouy [About *Lycopodium complanatum* L. var. *zeilleri* Rouy]. *Hessische Floristische Briefe*, *9*(106), 37–40. https://www.zobodat.at/pdf/Hessische-flor-Briefe_9_0037-0039.pdf

Luerssen, C. (1889). Die Fernpflanzen oder Gefässbündelkryptogamen (Pteridophyta) [Ferns or vascular cryptogams (Pteridophyta)]. In L. Rabenhorst (Ed.), *Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz*, *Bd. 3* [*Dr. L. Rabenhorst's cryptogam flora of Germany, Austria and Switzerland, T.3*]. Eduard Kummer Verlag. https://www.biodiversitylibrary.org/page/1244016#page/7/mode/1up

Lützow, C. (1879). Ein zweiter Fundort von *Isoëtes echinospora* Dur. in Westpreussen [A second locality of *Isoëtes echinospora* Dur. in West Prussia]. *Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin, Brandenburg*, *21*, 171–172. https://www.zobodat.at/pdf/Verh-Bot-Ver-Berlin-Brandenburg_21_0171-0172.pdf

Lyon, F. M. (1901). A study of the sporangia and gametophytes of *Selaginella apus* and *Selaginella rupestris*. *Botanical Gazette*, *32*(3), 170–194. http://www.jstor.org/stable/2465258

Łabędzka, I. (1980). Badanie chemizmu *Lycopodium complanatum* L. [*Diphasiastrum complanatum* (L.) Rothm.] [Study of the chemistry of *Lycopodium complanatum* L. [*Diphasiastrum complanatum* (L.) Rothm.]]. MSc Thesis. Zakład Farmakognozji Akademii Medycznej w Warszawie.

Ma, X., & Gang, D. R. (2004). The Lycopodium alkaloids. *Natural Products Reports, 21*(6), 752–772. https://doi.org/10.1039/B409720N

Ma, X.-Q., Jiang, S.-H., & Zhu, D.-Y. (1998). Alkaloid patterns in *Huperzia* and some related genera of Lycopodiaceae sensu lato occurring in China and their contribution to classification. *Biochemical Systematics and Ecology, 26*(7), 723–728. https://doi.org/10.1016/S0305-1978(98)00022-2

Mabberly, D. J. (2017). *Mabberley's Plant-Book* (4th ed.). Cambridge University Press.

Macluf, C. C., Morbelli, M. A., & Giudice, G. E. (2006). Microspore morphology of *Isoetes* species (Lycophyta) from southern South America. Part II. TEM analysis of some selected types. *Botanical Review*, *72*(2), 135–152. http://www.jstor.org/stable/4354515

Macluf, C., Morbelli, M., & Giudice, G. (2010). Morphology and ultrastructure of megaspores and microspores of *Isoetes sehnemii* Fuchs (Lycophyta). *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, *82*(2), 341–352. https://doi.org/10.1590/s0001-37652010000200010

Maden, A. R., Renzaglia, K. S., & Whittier, D. P. (1996). Ultrastructure of the spermatozoid of *Lycopodium obscurum* (Lycopodiaceae). *American Journal of Botany*, *83*(4), 419–429. https://doi.org/10.2307/2446211

Maden, A. R., Renzaglia, K. S., Whittier, D. P., & Garbary, D. J. (1997). Ultrastructure of the spermatozoid of *Lycopodiella lateralis* (Lycopodiaceae). *Canadian Journal of Botany*, *75*(10), 1728–1738. https://doi.org/10.1139/b97-887

Magnus, P. (1878). *Selaginella apus* (L.) Spring, auf der Pfaueninsel [*Selaginella apus* (L.) Spring in Pfaueninsel (Peacock Island)]. *Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg, 20*, *LII Sitzung vom 25. Januar 1878,* 5.

Малышев, Л. И. [Malyshev, L. I.], & Пешкова, Г. А. [Peshkova, G. A.] (Eds.) (1979). *Флора Центральной Сибири. Т. 1. Оноклеевые – Камнеломковые* [*Flora of Central Siberia. T. 1. Onocleaceae – Saxifragaceae*]. Академия Наук СССР.

Manske, R. H. F., & Marion, L. (1942). The alkaloids of *Lycopodium* species: I. *L. complanatum* L. *Canadian Journal of Research, 20b*(5), 87–92. https://doi.org/10.1139/cjr42b-015

Manske, R. H. F., & Marion, L. (1943). The alkaloids of *Lycopodium* species. III. *Lycopodium annotinum* L. *Canadian Journal of Research, 21b*(*5*), 92–96. https://doi.org/10.1139/cjr43b-011

Manton, I. (1950). *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*. Cambridge University Press.

Marcin z Urzędowa (1595). *Herbarz Polski to iest o przyrodzeniu zioł y drzew rozmaitych, y innych rzeczy do lekarzy należących księgi dwoie* [...] *Marcina* [z] *Urzędowa* [...] [The Book of Herbs, that is is about the nature of herbs and various trees, and other things belonging to doctors, the two books]. Jan Januszowski, Kraków.

Markham, K. R., & Moore, N. A. (1980). Comparative flavonoids glycoside biochemistry as a chemotaxonomic tool in the subdivision of the classical 'genus' Lycopodium. *Biochemical Systematics and Ecology*, *8*, 17–20. https://doi.org/10.1016/0305-1978(80)90020-4

Markowski, R., & Buliński, M. (2004). Ginące i zagrożone rośliny naczyniowe Pomorza Gdańskiego [Endangered and threatend vascular plants of Gdańskie Pomerania]. *Acta Botanica Cassubica, Monographiae*, *1*, 6–75.
Marsden, C. R. (1976) Morphological variation and taxonomyof *1soetes muelleri* A. Br. *Journal of the Adelaide Botanic Gardens*, *1*(19), 37–54.
Masters, N. J., Lopez-Garcia, M., Oulton, R., & Whitney, H. M. (2018). Characterization of chloroplast iridescence in *Selaginella erythropus*. *Journal of the Royal Society Interface*, *15*, 20180559. http://doi.org/10.1098/rsif.2018.0559
Matuszkiewicz, W. (2017). *Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski* [Guide to the identification of plant communities in Poland] (3rd ed.). Wydawnictwo Naukowe PWN.
Mazumdar, J. (2017). A new combination in *Spinulum* (Lycopodiaceae) from India. *International Journal of Advance Research and Innovative Ideas in Education*, *3*(2), 2205–2206.
Mazumdar, J., Korall, P., Weststrand, S., & McNeill, J. (2018). (2594) Proposal to conserve *Selaginella* nom. cons. against the additional name *Didiclis* (*Selaginellaceae*). *Taxon*, *67*(2), 442. https://doi.org/10.12705/672.16
McLean, B., & Juniper, B. E. (1979). The fine structure and development of the trabeculae and the trabecular ring in *Selaginella kraussiana*. *Planta*, *145*(5), 443–448. https://doi.org/10.1007/BF00380098
Meades, S. J., & Brouillet, L. (2019). *Annotated checklist of the vascular plants of Newfoundland and Labrador*. Sault Ste. Marie, ON.
Mehra, P. N., & Verma, S. C. (1957). Cytology of *Lycopodium. Current Science, 26*(2), 55–56. http://www.jstor.org/stable/24065433
Mello, A., Efroni, I., Rahni, R., & Birnbaum, K. D. (2019). The *Selaginella* rhizophore has a unique transcriptional identity compared with root and shoot meristems. *New Phytologist*, *222*, 882–894. https://doi.org/10.1111/nph.15630
Meyer, D. E. (1970). 100 Jahre *Selaginella apoda* im Naturschutzgebiet Pfaueninsel [100 years of *Selaginella apoda* in the Pfaueninsel (Peacock Island) nature reserve]. *Berliner Naturschutzblätter, 14*, 16–18.
Mickel, J. T., & Hellwig, R. L. (1969). Actino-plectostely, a complex new stelar pattern in *Selaginella*. *American Fern Journal*, *59*(3), 123–134. http://dx.doi.org/10.2307/1545992
Miechówka, A., Niemyska-Łukaszuk, J., Zaleski, T., & Mazurek, R. (2004). Gleby Babiogórskiego Parku Narodowego [The soils of the Babia Góra National Park]. In B. W. Wołoszyn, A. Jaworski, & J. Szwagrzyk (Eds.), *Babiogórski Park Narodowy, Monografia Przyrodnicza* [*The nature of the Babiogórski National Park: monograph* (pp. 197–211)]. Komitet Ochrony Przyrody PAN, przy współpracy Instytutu Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN, Wydawnictwo i Drukarnia Towarzystwa Słowaków w Polsce.
Milde, J. (1858). Die Gefäss-Cryptogamen in Schlesien, preussischen und österreichischen Antheils [The vascular cryptogams of Silesia, Prussian and Austrian Lands]. *Nova Acta. Verhandlungen der Kaiserlichen Leopoldinisch-Carolinischen Akademie der Naturforscher*, *26*(2).
*Milde, J. (1861). Mittheilungen über die schlesische Flora [Data about the Silesian flora]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Enthält: Arbeiten und Veränderungen der Gesellschaft im Jahre 1860*, *38*, 71–74.
*Milde, J. (1865). Neue Standorte einiger Phanerogamen und Gefäss-Kryptogamen Schlesiens [New locations of some phanerogams and vascular cryptogams of Silesia]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für Vaterländische Cultur. Enthält den Generalbericht über die Arbeiten und Veränderungen der Gesellschaft im Jahre 1864*, *42*, 100–101.
*Milde, J. (1867a). Botanische Mittheilungen aus dem Jahre 1866 [Botanical Notes from 1866]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Enthält den Generalbericht über die Arbeiten und Veränderungen der Gesellschaft im Jahre 1866*, *44*, 107–120.
Milde, J. (1867b). Über *Selaginella helvetica* Lk. in Schlesien [About *Selaginella helvetica* Lk. in Silesia]. *Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für Vaterländische Kultur*, *44*, 120–121.

*Milde, J. (1869). Über die flora von Görbersdorf [About the flora of Görbersdorf]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Enthält den Generalbericht über die Arbeiten und Veränderungen der Gesellschaft im Jahre 1868*, *46*, 143–149.
*Milde, J. (1870). Verzeichnis neue Standorte [A list of new locations]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Enthält den Generalbericht über die Arbeiten und Veränderungen der Gesellschaft im Jahre 1869, 47*, 120–124.
*Milde, J. (1871). Neue Standorte Schlesischer Moose und Farne [New locations of Silesian mosses and ferns]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterlandische Cultur. Enthält den Generalbericht über die Arbeiten und Veränderungen der Gesselschaft im Jahre 1870*, *48*, 121–130.
Milecka, K. (2005). *Historia jezior lobeliowych zachodniej części Borów Tucholskich na tle postglacjalnego rozwoju szaty leśnej* [*The history of lobelia lakes in the western part of Bory Tucholskie at the background of post-glacial development of the forest cover*]. Wydawnictwo Naukowe UAM, Poznań.
Mirek, Z., Piękoś-Mirkowa, H. (2008). *Czerwona Księga Karpat Polskich. Rośliny Naczyniowe* [*The Red Book of the Polish Carpathians. Vascular Plants*]. Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN.
Mirek, Z., Piękoś-Mirkowa, H., Zając, A., & Zając, M. (1995). *Vascular Plants of Poland. A checklist. Polish Botanical Studies.* W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences.
Mirek, Z., Piękoś-Mirkowa, H., Zając, A., & Zając, M. (2002). Flowering Plants and Pteridophytes of Poland. A Checklist. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences.
Mirek, Z., Piękoś-Mirkowa, H., Zając, A., & Zając, M. (2020). *Vascular plants of Poland. An annotated checklist*. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences.
Moore, S. E. (2005). Studies of lower embryophyte spore walls with particular reference to the perispore. PhD Thesis. Cardiff University.
Morbelli, M. A., & Rowley, J. R. (1999). Megaspore development in *Selaginella*. The gap and the mesospore. *Plant Systematics and Evolution*, *217*(3/4), 221–243. http://www.jstor.org/stable/23643674
Morbelli, M. A., Rowley, J. R., & El-Ghazaly, G. (2003a). Stages in development of *Selaginella diffusa* megaspores. *Journal of Plant Research*, *116*(1), 57–64. https://doi.org/10.1007/s10265-002-0068-0
Morbelli, M. A., Rowley, J. R., & El-Ghazaly, G. (2003b). Wall structure during stages in development of *Selaginella pulcherrima* and *S. haematodes* megaspores. *Taiwania, 48*(2), 77–86.
Mowszowicz, J. (1978). *Conspectus florae Poloniae Medianae (plantae vasculares)* [*A report on the flora of Central Poland (vascular plants)*]. Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego.
Mucina, L., Bültmann, H., Dierßen, K., Theurillat, J. P., Raus, T., Čarni, A., Šumberová, K., Willner, W., Dengler, J., Gavilán García, R., Chytrý, M., Hájek, M., Di Pietro, R., Iakushenko, J., Pallas, J., Daniëls, F. J. A., Bergmeier, E., Santos Guerra, A., Ermakov, N., Valachovič, M., Schaminée, J. H. J., Lysenko, T., Didukh, Y. P., Pignatti, S., Rodwell, J. S., Capelo, J., Weber, H. E., Solomeshch, A., Dimopoulos, P., Aguiar, C., Hennekens, S.M., & Tichý, L. (2016). Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, *19*(S1), 3–264. https://doi.org/10.1111/avsc.12257
Murphy, K. J. (2002). Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe. *Aquatic Botany*, *73*(4): 287–324. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00028-1
Muszyński, J. (1934). Alkaloidy europejskich gatunków *Lycopodium* [Alkaloids of European *Lycopodium* species]. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 11*(3), 277–228. https://doi.org/10.5586/asbp.1934.016
Muszyński, J. (1946a). Widłaki i ich zastosowanie w lecznictwie [Clubmosses and their medicinal use]. *Farmacja Polska, 10*, 309–315.
Muszyński, J. (1946b). Widłaki i ich zastosowanie w lecznictwie [Clubmosses and their medicinal use]. *Farmacja Polska, 11,* 345–352.
Muszyński, J. (1948). The alkaloids of clubmosses. *Quarterly Journal of Pharmacy and Pharmacology, 21*(1), 34–38.

Muszyński, J. (1955). Alkaloidy i glikozydy flawonowe widłaków [Alkaloids and flavone glycosides of club mosses]. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 24*(2), 237–244. https://doi.org/10.5586/asbp.1955.014

Nägeli, C., & Leitgeb, H. (1867). Entstehung und Wachstum der Wurzeln [Emergence and growth of roots]. *Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik*, *4*, 73–160.

Naugolnykh, S. V. (2013). The heterosporous lycopodiophyte *Pleuromeia rossica* Neuburg, 1960 from the Lower Triassic of the Volga River basin (Russia): organography and reconstruction according to the 'Whole-Plant' concept. *Wulfenia*, *20*, 1–16.

Науменко, Н. И. [Naumenko, N. I.] (2008). *Флора и растительность Южного Зауралья* [*Flora and vegetation of the Southern Trans-Urals*]. Курган [Kurgan].

Науменко, Н. И. [Naumenko, N. I.], & Иваненко, Ю. А. [Ivanenko, Yu. A.] (1999). *Определитель сосудистых растений Южного Зауралья. 1. Плауна, хвощи, папоротники и голосеменные* [Key to the vascular plants of the Southern Trans-Urals. 1. Clubmosses, horsetails, ferns and gymnosperms]. Курган [Kurgan].

*Nobis, A. (2008). *Rośliny naczyniowe wschodniej części Kotliny Sandomierskiej* [*Vascular plants of the eastern part of the Sandomierska Basin*]. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.

*Nobis, M. (2007). *Rośliny naczyniowe zachodniej części Przedgórza Iłżeckiego (Wyżyna Małopolska)* [*Vascular plants of the western part of the Iłża Foreland (Małopolska Upland)*]. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.

Nowak, A., & Nowak, S. (2006). Piaskownia w Kotlarni na Śląsku Opolskim ostoją zagrożonych gatunków roślin naczyniowych [The sandpit in Kotlarnia in Silesian Opole as a refuge of endangered species of vascular plants]. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą, 62*(2), 72–75.

Nowak, A., Nowak, S., & Spałek, K. (2008). Red list of vascular plants of Opole province. *Opole Scientific Society Nature Journal*, *41*, 141–158.

Oberdorfer, E. (1994–2004). *Pflanzensoziologische Exkursionsflora* [*Phyto-sociological excursion flora*] (7th ed.). Verlag Eugen Ulmer.

Obermayer, R., Leitch, I. J., Hanson, L., & Bennett, M. D. (2002). Nuclear DNA C-values in 30 species double the familial representation in pteridophytes. *Annals of Botany*, *90*(2), 209–217. https://doi.org/10.1093/aob/mcf167

Ogura, Y. (1972). *Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes* (2nd ed.). Berlin: Borntraeger.

Oinonen, E. (1968). *Lycopodium clavatum* L. – ja *L. annotium* L. – kasvustojen laajuus rinnastettuna samanpaikkaisiin *L. complanatum* L. – ja *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn – esiintymiin sekä puuston ikään ja paloaikoihin [The size of *Lycopodium clavatum* L. and *L. annotinum* L. stands as compared to that of *L. complanatum* L. and *Pteridium aquilinium* (L.) Kuhn stands, the age of the tree stand and the dates of fire, on the site]. *Acta Forestalia Fennica,* 87(7187). https://doi.org/10.14214/aff.7187

Oklejewicz, K., Wolanin, M., & Wolanin, M. N. (2015). *Zagrożone gatunki roślin. Czerwona Księga Województwa Podkarpackiego* [*Endangered plant species. The Red Book of the Podkarpackie Voivodeship*]. Stowarzyszenie na Rzecz Rozwoju i Promocji Podkarpacia „Pro Carpathia".

Olaczek, R. (Ed.) (2012). *Czerwona księga roślin województwa łódzkiego* [*The Red Book of Plants of the Łódź Voivodeship*]. Ogród Botaniczny w Łodzi, Łódź.

Øllgaard, B. (1975). Studies in Lycopodiaceae I. Observations on the structure of the sporangium wall. *American Fern Journal*, *65*(1), 19–27. https://doi.org/10.2307/1546590

Øllgaard, B. (1979). Studies in Lycopodiaceae II. The branching patterns and infrageneric groups of *Lycopodium* sensu lato. *American Fern Journal*, *69*(2), 49–61. https://doi.org/10.2307/1546896

Øllgaard, B. (1985). Observations on the ecology of hybridisation in the clubmosses (Lycopodiaceae). *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B Biological Sciences, 86*, 245–251. https://doi.org/10.1017/S0269727000008198

Øllgaard, B. (1987). A revised classification of the Lycopodiaceae s. lat. *Opera Botanica, 92*, 153–178.

Øllgaard, B. (1990). Lycopodiaceae. In K. U. Kramer, & P. S. Green (Eds.), *The families and genera of vascular plants. Vol. I: Pteridophytes and gymnosperms* (pp. 31–39). Springer.

Øllgaard, B. (2015). Six new species and some nomenclatural changes in neotropical Lycopodiaceae. *Nordic Journal of Botany, 33*(2), 186–196. https://doi.org/10.1111/njb.00652

Øllgaard, B., & Tind, K. (1993). *Scandinavian ferns. A natural history of the ferns, clubmosses, quillworts, and horsetails of Denmark, Norway, and Sweden.* Rhodos International Science and Art Publishers, Copenhagen.

Olszewski, T., & Markowski, R. (2007). Uzupełnienie do czerwonej listy roślin naczyniowych Pomorza Gdańskiego cz. 2 [Supplement to the red list of vascular plants of Gdańsk Pomerania, part 2]. *Acta Botanica Cassubica*, *6*, 163–172.

Online atlas of the British and Irish Flora; https://plantatlas.brc.ac.uk/

Orechoff, A. (1934). Untersuchung einiger Heil- und Giftpflanzen der UdSSR. auf deren Alkaloidgehalt. [Investigation of some medicinal and poisonous plants of the USSR on their alkaloid content]. *Archiv der Pharmazie, Pharmaceutical and Medicinal Chemistry, 272*(44–47), 673–736. https://doi.org/10.1002/ardp.19342724402

Pacyna, A. (1972a). Biometrics and taxonomy of the Polish species of the genus *Diphasium* Presl. *Fragmenta Floristica et Geobotanica, 18*(3–4), 255–277.

Pacyna, A. (1972b). Polskie gatunki rodzaju *Diphasium* Presl. i ich rozmieszczenie w kraju [Distribution of the genus *Diphasium* Presl. in Poland]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica, 18*(3–4), 309–341.

*Pacyna, A. (2004). *Rośliny naczyniowe wschodniej części Pogórza Wielickiego i przylegającej części Beskidów (Karpaty Zachodnie)* [*Vascular plants of the Pogórze Wielickie (Wieliczka Foothills) and adjacent part of the Beskidy Mts. (Western Carpathians)*]. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.

Pacyna, A. (2008). Widlicz (widłak) Isslera *Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub [*Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub]. In Z. Mirek, & H. Piękoś-Mirkowa (Eds.), *Czerwona Księga Karpat Polskich: rośliny naczyniowe* [*Red Book of the Polish Carpathians: vascular plants*] (pp. 28–30). Instytut Botaniki im. W. Szafera, Instytut Ochrony Przyrody PAN.

Pacyna, A. (2014). *Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub (widlicz Isslera). In R. Kaźmierczakowa, K. Zarzycki, & Z. Mirek (Eds.), *Polska Czerwona Księga Roślin – paprotniki i rośliny kwiatowe* [*Polish Red Data Book of plants. Pteridophytes and flowering plants*] (3rd ed., pp. 33–36). Instytut Ochrony Przyrody PAN.

Pacyna, A., Tlałka, D., & Walusiak, E. (2012). Widlicz Isslera *Diphasiastrum issleri* w Babiogórskim Parku Narodowym [*Diphasiastrum issleri* in the Babia Góra National Park]. *Parki Narodowe i Rezerwaty Przyrody, 31(*2), 131–133.

Page, C. N. (1989). Compression and slingshot megaspore ejection in *Selaginella selaginoides* – a new phenomenon in pteridophytes. *Fern Gazette*, *13*, 267–275.

Page, C. N. (1997). *The Ferns of Britain and Ireland* (2nd ed.). Cambridge University Press.

Page, C. N. (2004). *The ferns of Britain and Ireland* (2nd ed.). Cambridge University Press.

Page, C. N., & Bennell, F. M. (1986). Selaginella P. Beauvois. In S. M. Walters, A. Brady, C. D. Brickell, J. Cullen, P. S. Green, J. Lewis, V. A. Mathews, D. A. Webb, P. F. Yeo & J. C. M. Alexander (Eds.), *The European garden flora, A manual for the identification of plants cultivated in Europe, both out-of-doors and under glass, vol. 1, Pteridophyta, Gymnospermae, Angiospermae – Monocotyledons (Part I)* (1st ed., pp. 3–5). Cambridge University Press.

Palisot de Beauvois, A. M. F. J. (1804). *Suite de l'Aethéogamie, Sixième famille* [*Continuation of Aetheogamy, sixth family*]. *Magazin encyclopédique, ou journal des sciences, des lettres et des arts*, *9*(5), 472–483.

Pampurova, S., & Van Dijck, P. (2014). The desiccation tolerant secrets of *Selaginella lepidophylla*: What we have learned so far? *Plant Physiology and Biochemistry*, *80*, 285–290. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.04.015

Paolillo, D.J. (1963). The developmental anatomy of *Isoëtes*. *Illinois Biological Monographs*, *31*, 1–131. University of Illinois Press, Urbana. https://doi.org/10.5962/bhl.title.50237

Parusel, J., & Urbisz, A. (Eds.). (2012). *Czerwona lista roślin naczyniowych województwa śląskiego* [*The red list of vascular plants of Silesian Voivodship*]. Centrum Dziedzictwa Przyrody Górnego Śląska, Katowice.

Pawlikowski, P., Jarzombkowski, F., Wołkowycki, D., Kozub, Ł., Zaniewski, P., Bakanowska, O., Banasiak, Ł., Barańska, K., Bielska, A., Biereżnoj, U., Galus, M., Grzybowska, M., Kapler, A., Karpowicz, J., Sadowska, I., & Zarzecki, R. (2009). Rare and threatened plants of the mires in the intensively managed landscape of the Góry Sudawskie region (north-eastern Poland). *Botanika–Steciana*, *13*, 29–36.

Pawłowski, B. (1956). *Flora Tatr. Rośliny naczyniowe. 1.* [*Flora of the Tatry Mts. 1. Vascular plants*]. Państwowe Wydawnictwo Naukowe PWN.
Pereira, J. B. S., Labiak, P. H., Stützel, T., & Schultz, C. (2017). Origin and biogeography of the ancient genus *Isoëtes* with focus on the Neotropics. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *185*(2): 253–271. https://doi.org/10.1093/botlinnean/box057
Petersen, K. B., & Burd, M. (2018). The adaptive value of heterospory: Evidence from *Selaginella*. *Evolution*, *72*(5), 1080–1091. https://www.jstor.org/stable/48575472
Pichi-Sermolli, R. E. G. (1959). Pteridophyta. In W. B. Turrill (Ed.), *Vistas in Botany. A volume in honour of the bicentenary of the Royal Botanic Gardens, Kew* (pp. 421–493). Pergamon Press, London.
*Pierścińska, A. (2014). *Rośliny naczyniowe wschodniej części Niecki Połanieckiej (Wyżyna Małopolska) i przyległej części Niziny Nadwiślańskiej (Kotlina Sandomierska)* [*Vascular plants of the eastern part of the Połaniec Basin (Małopolska Upland) and adjacent part of the Nadwiślańska Lowland (Sandomierz Basin)*]. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.
Piękoś-Mirkowa, H., & Mirek, Z. (2003). A*tlas roślin chronionych. Flora Polski* [Atlas of protected plants. Flora of Poland]. Multico Oficyna.
Piękoś-Mirkowa, H., & Mirek, Z. (2018). *Flora Polski – Rośliny chronione* [*Flora of Poland – Protected plants*] (3rd ed.). Multico Oficyna.
Pigg, K. B. (2001). Isoetalean lycopsid evolution: from the Devonian to the present. *American Fern Journal*, *91*, 99–114. https://doi.org/10.1640/0002-8444(2001)091[0099:ILEFTD]2.0.CO;2
Pigg, K. B., & Rothwell, G. W. (1983a). *Chaloneria* Gen. Nov.; Heterosporous Lycophytes from the Pennsylvanian of North America. *Botanical Gazette*, *144*(1), 132–147. https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/337354
Pigg, K. B., & Rothwell, G. W. (1983b). Megagametophyte development in the Chaloneriaceae Fam. Nov., permineralized Paleozoic Isoetales (Lycopsida). *Botanical Gazette*, *144*(2), 295–302. https://doi.org/10.1086/337376
Piwowarczyk, R. (2010). Rośliny naczyniowe wschodniej części Przedgórza Iłżeckiego* [*Vascular plants of the eastern part of the Iłża Foreland (Małopolska Upland)*]. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.
*Piwowarski, B. (2014). *Rośliny naczyniowe Płaskowyżu Jędrzejowskiego (Wyżyna Małopolska)* [*Vascular plants of the Jędrzejów Plateau (Małopolska Upland)*]. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.
Pixley, E. Y. (1968). A study of the ontogeny of the primary xylem in the roots of *Lycopodium*. *Botanical Gazette*, *129*(2), 156–160. http://www.jstor.org/stable/2473289
Plezia, M. (Ed.) (1959–1979). *Słownik łacińsko-polski*. T. 1-5 [*Latin-Polish dictionary*]. Państwowe Wydawnictwo Naukowe.
*Pliszko, A. (2014). *Flora roślin naczyniowych Pojezierza Zachodniosuwalskiego* [*The vascular plant flora of the Zachodniosuwalskie Lakeland*]. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.
Pliszko, A. (2017). Red list of vascular plants of the Western Suwałki Lakeland, north-eastern Poland. *Acta Musei Silesiae*, *Scientiae Naturales*, *66*(1), 65–73. https://doi.org/10.1515/cszma-2017-0007
Плотников, В. В. [Plotnikov, V. V.] (1977a). Онтогенез и строение спорофита *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (*Huperziaceae)* на Южном Урале [Ontogenesis and sporophyte structure of *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (*Huperziaceae*) in the South Urals]. *Ботанический журнал*, *62*, 1003–1010.
Плотников, В. В. [Plotnikov, V. V.] (1977b). Онтогенез спорофита *Lycopodium annotinum* L. (*Lycopodiaceae*) и структура его популяций [Ontogenesis of the sporophyte of *Lycopodium annotinum* L. (*Lycopodiaceae*) and the structure of its population. *Ботанический журнал*, *62*, 1196–1200.
Podbielkowski, Z., Rejment-Grochowska, I., & Skirgiełło, A. (1986). *Rośliny zarodnikowe* [*Cryptogamic plants*]. PWN, Warszawa.
Podgórska, M. (2007). Nowe stanowiska widłaczka torfowego *Lycopodiella inundata* (L.) Holub na Garbie Gielniowskim (Wyżyna Małopolska) [New sites of marsh clubmoss *Lycopodiella*

inundata (L.) Holub on Garb Gielniowski (Małopolska Upland)]. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą, 63*(3), 97–105.

*Podgórska, M. (2011). *Flora roślin naczyniowych Garbu Gielniowskiego (Wyżyna Małopolska)* [*Vascular plants flora of the Gielniowski Hummock (Małopolska Upland)*]. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.

Porsild, M. (1935). Stray contributions on the flora of Greenland. VI. The Greenland species of Lycopodium, sect. Complanata Victorin. *Meddelelser om Grønland, Koebenhavn, 93*(3), 3–24.

POWO, (2023). *Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew*. Published on the Internet; http://www.plantsoftheworldonline.org/ Retrieved 16 November 2021. dostęp: 25.05.2023.

PPG I, (2016). A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution*, *54*(6), 563–603. https://doi.org/10.1111/jse.12229

Prelli, R., & Boudrie, M. (2001). *Les Fougères et plantes alliées d'Europe* [*Ferns and allied plants of Europe*]. Belin.

Presl, K. B. (1845). Botanische Bemerkungen [Botanical remarks]. *Abhandlungen der K. Böhm. Gesellschaft der Wissenschaften (V. Folge, Band 3*).

Pressel, S., Bidartondo, M. I., Field, K. J., Rimington, W. R., & Duckett, J. G. (2016). Pteridophyte fungal associations: Current knowledge and future perspectives. *Journal of Systematics and Evolution, 54*, 666–678. https://doi.org/10.1111/jse.12227

Pritzel, K.P. (1900). Lycopodiaceae. In A. Engler, & K. A. Prantl (Eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. I [*The natural plant families*] (pp. 563–606). Wilhelm Engelmann Verlag, Leipzig.

Procházka, F. (1965). K rozšíření Pteridophyta na Šumavě a v Předšumaví [Distribution of Pteridophyta in the Bohemian Forest and adjacent foothills]. *Sborník Jihočeského muzea v Českých Budějovicích, Přírodní vědy, 5,* 37–60.

Procházka, F. (1966). K problematice chráněných druhů kapradorostů v Československu [About the problems of protected fern species in Czechoslovakia]. *Ochrana Přířody, Praha, 21*(3), 141–144.

Procházka, F. (1997). *Diphasiastrum oellgaardii* – a new species in the flora of the Czech Republic. *Preslia, Praha, 69*, 169–173.

Procházka, F. (1998). Novinky šumavské květeny [Novelties of the flora of the Šumava Mts]. *Zprávy České Botanické Společnosti, 32,* 123–136.

Procházka, F., & Harčarik, J. (1999). New localities of *Diphasiastrum* species in the Krkonoše Mts and elsewhere in the Czech Republic where three or more species of this genus are recorded. *Preslia, Praha, 71*, 193–215.

Протопопова, В. В. [Protopopova, V. V.] (1974). Нові для України види роду *Diphasium* C. Presl. [New species of *Diphasium* C. Presl. for Ukraine]. *Український Ботанічний Журнал, 31*(6), 690–694.

Pryer, K. M., Schneider, H., Smith, A. R., Cranfill, R., Wolf, P. G., Hunt, J. S., & Sipes, S. D. (2001). Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature*, *409*(6820), 618–622. https://doi.org/10.1038/35054555

Pursh, F. (1814). *Flora Americae Septentrionalis or A systematic arrangement and description of the plants of North America. Containing, besides what have been described by preceding authors, many new and rare species, collected during twelve years travels and residence in that country*. London. White, Cochrane & Co.

QGIS Development Team (2023). *QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project*. Available at http://qgis.osgeo.org

Qiu, Y. L., & Palmer, J. D. (1999). Phylogeny of early land plants: insights from genes and genomes. *Trends in Plant Science, 4*(1), 26–30. https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01361-2

Raciborski, M. (1919). Typ: Archegoniatae, Rodniowce. Gromada: Pteridophyta, Paprotniki. In M. Raciborski, & W. Szafer (Eds.), *Flora Polska. Rośliny naczyniowe Polski i ziem ościennych. T. 1.* [*Flora of Poland. Vascular plants of Poland and the neighboring lands*] (pp.1–41). Nakładem Akademii Umiejętności w Krakowie.

Raciborski, M., & Szafer, W. (1919). *Flora Polska. Rośliny naczyniowe Polski i ziem ościennych. T. 1.* [*Flora of Poland. Vascular plants of Poland and the neighboring lands*]. Nakładem Akademii Umiejętności w Krakowie.

Radwańska-Paryska, Z. (1963*). Zielony Świat Tatr* [*Green world of the Tatras Mts*.]. Nasza Księgarnia, Warszawa.

Rai, H. S., & Graham, S. W. (2010). Utility of a large, multigene plastid data set in inferring higher-order relationships in ferns and relatives (monilophytes). *American Journal of Botany*, *97*(9), 1444–1456. http://www.jstor.org/stable/27857366

Raubeson, L. A., & Jansen, R. K. (1992). Chloroplast DNA evidence on the ancient evolutionary split in vascular land plants. *Science*, *255*(5052), 1697–1699. https://doi.org/10.1126/science.255.5052.1697

Rauschert, S. (1967). Taxonomie und Chorologie der *Diphasium*-Arten Deutschlands (*Lycopodiaceae*) [Taxonomy and chorology of the *Diphasium* species in Germany (*Lycopodiaceae*)]. *Hercynia, 4*(4), 437–487.

Raven, J. A., & Edwards, D. (2001). Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance. *Journal of Experimental Botany*, *52*(Spec. Issue), 381–401. https://doi.org/10.1093/jexbot/52.suppl_1.381

Reed, C. F. (1953). Index *Isoëtales*. *Boletim da Sociedade Broteriana, Ser. 2, 27*, 5–72.

Rejewski, M. (1996). *Pochodzenie łacińskich nazw roślin polskich: przewodnik botaniczny* [*The origin of the Latin names of Polish plants: A botanical guide*]. Książka i Wiedza.

Rejewski, M. (2016). *Nazwy roślin* [*Plant names*]. Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu Mikołaja Kopernika.

Rekowska, E. (2012). Nowe stanowisko *Isoëtes echinospora* (*Isoëtaceae*) w Polsce [New site of *Isoëtes echinospora* (Isoëtaceae) in Poland]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica*, *19*(1): 185–188.

Renzaglia, K.S., Bernhard, D.L., & Garbary, D.J. (1999). Developmental ultrastructure of the male gamete of *Selaginella*. *International Journal of Plant Sciences, 160*, 14–28.

Renzaglia, K. S., Dengate, S. B., & Bernhard, D. L. (1998). Architecture of the spermatozoid of *Selaginella australiensis*. *American Fern Journal*, *88*(1), 1–16. https://doi.org/10.2307/1547309

Renzaglia, K. S., Duff, R. J. T., Nickrent, D. L., & Garbary, D. J. (2000). Vegetative and reproductive innovations of early land plants: implications for a unified phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological sciences, 355*(1398), 769–793. https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0615

Renzaglia, K.S., & Whittier, D.P. (1993). Spermatozoids of *Phylloglossum drummondii* are multiflagellated. *American Journal of Botany, 80(*6 Suppl.), 111–112.

Retallack, G. J. (1997). Earliest Triassic origin of *Isoëtes* and quillwort evolutionary radiation. *Journal of Paleontology*, *71*(3), 500–521. http://www.jstor.org/stable/1306630

Reveal, J. L., & Gandhi, K. (2012). (2045) Proposal to conserve the name *Selaginella densa* Rydb. against *S. densa* R. Sim (Selaginellaceae) with a note on *S. apoda*. *Taxon*, *61*, 254–255. https://doi.org/10.1002/tax.611022

Rice, A., Glick, L., Abadi, S., Einhorn, M., Kopelman, N. M., Salman-Minkov, A., Mayzel, J., Chay, O., & Mayrose, I. (2015). The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytologist*, *206*, 19–26. https://doi.org/10.1111/nph.13191

Rickards, R. B. (2000). The age of the earliest club mosses: The Silurian *Baragwanathia* flora in Victoria, Australia. *Geological Magazine, 137*(2), 207–209. https://doi.org/10.1017/S0016756800003800

Rimgailė-Voicik, R., & Naujalis, J. R. (2022). Techniques for locating and analyzing subterranean *Lycopodium* and *Diphasiastrum* gametophytes in the field. *Applications in Plant Sciences, 10*(2), e11458. https://doi.org/10.1002/aps3.11458

Rimington, W. R., Duckett, J. G., Field, K. J., Bidartondo, M. I., & Pressel, S. (2020). The distribution and evolution of fungal symbioses in ancient lineages of land plants. *Mycorrhiza, 30*, 23–49. https://doi.org/10.1007/s00572-020-00938-y

Rincón Baron, E. J., Rolleri, C. H., Alzate Guarin, F., & Dorado Gálvez, J. M. (2014). Ontogenia de los esporangios, formación y citoquímica de esporas en licopodios (Lycopodiaceae) colombianos [Ontogeny of the sporangium, spore formation and cytochemistry in Colombian Lycopodials (Lycopodiaceae)]. *Revista de Biología Tropical*, *62*(1), 273–298. https://doi.org/10.15517/rbt.v62i1.9795

Rincón Baron, E. J., Rolleri, C. H., Passarelli, L. M., Espinosa Matías, S., & Torres G., A. M. (2014). Esporogénesis, esporodermo y ornamentación de esporas maduras en Lycopodiaceae. [Sporogenesis, sporoderm and mature spore ornamentation in Lycopodiaceae]. *Revista de Biología Tropical*, *62*(3), 1161–1195. https://doi.org/10.15517/rbt.v62i3.12330

Robert, D. (1971). The female gametophyte of *Selaginella kraussiana*. Part I. General organization of the megaspore the diaphragm and endospore the reserves. *Revue de Cytologie et de Biologie Végétales, Le Botaniste*, *34*(1–2), 93–164.

Robert, D. (1972). The female gametophyte of *Selaginella kraussiana*. Part III. Ultrastructure and development of the archegonia. *Revue de Cytologie et de Biologie Végétales, Le Botaniste*, *35*, 165–242.

Robert, D., (1974). Etude ultrastructurale de la spermiogénèse, notamment de la différenciation de l'appareil nucléaire, chez la *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Br. [Ultrastructural study of spermiogenesis, particularly differentiation of the nuclear apparatus, in *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Br.] *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, *Ser. 12*, *15*, 65–118.

Robert, D., Roland-Heydacker, F., Denizot, J., Laroche, J., Fougeroux, P., & Davignon, L. (1973). Etude de la paroi siliceuse chez la megaspore d'lsoetes setacea Delile [Study of the siliceous wall in the megaspore of *Isoetes setacea* Delile]. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances*, *Serie D*, *Sciences naturelles*, *276*, 2521–2524.

Rodewald, W. J., & Grynkiewicz, G. (1968). Alkaloidy rodzaju *Lycopodium*. VI. Alkaloidy *Lycopodium selago* L. [Alkaloids of the *Lycopodium* genus. VI. Alkaloids of *Lycopodium selago* L.] *Roczniki Chemii, 42*, 465–475.

Rolleri, C. H. (1982). El número cromosómico del *Lycopodium clavatum* subsp. *clavatum* (Lycopodiaceae) y sus implicancias sistemáticas [The number of chromosomes in *Lycopodium clavatum* subsp. *clavatum* (Lycopodiaceae) and its systematic implications]. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie), Sección Botánica, 13*, 115–118.

Rostafiński, J. (1886). Krytyczne zestawienie paprotników Królestwa Polskiego [A critical list of ferns of the Kingdom of Poland]. *Pamiętnik Fizyjograficzny*, *6*, 1–16.

Rostafiński, J. (1893). *Zielnik czarodziejski to jest zbiór przesądów o roślinach* [*The magic herbarium, a collection of superstitions about plants*]. Akademia Umiejętności.

Rostafiński, J. (1900). *Słownik polskich imion rodzajów oraz wyższych skupień roślin* [*Dictionary of Polish names of genera and higher plant groups*]. Nakładem Akademii Umiejętności.

Rostafiński, J. (1911). *Przewodnik do oznaczania 1000 roślin z 440 rycinami. Wyd. IV obejmujące rodniowce oraz rośliny nasienne, tak dzikie jak hodowane. Zeszyt I z tekstem* [*Guide to identify 1000 plants with 440 figures. IV ed. including cryptogames and seed plants, both wild and cultivated. Book I with text*]. Nakładem autora, Kraków.

Rostafiński, J., & Seidl, O. (1979). *Przewodnik do oznaczania roślin* [*Plant identification guide*]. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa.

Rothmaler, W. (1944). Pteridophyten-Studien I. [Study on Pteridophytes. I]. *Feddes Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis, Berlin, 54*(1), 55–82.

Rothmaler, W. (1962). Über einige *Diphasium* Arten (Lycopodiaceae) [About some *Diphasium* species (Lycopodiaceae)]. *Feddes Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis, 66*(3), 234–236.

Rothmaler, W. (2002). *Exkursionsflora von Deutschland* [*Excursion flora of Germany*] (9th ed.) Volk und Wissen Volkseigener Verlag.

Rothwell, G. W., & Erwin, D. M. (1985). The rhizomorph apex of *Paurodendron*; Implications for homologies among the rooting organs of Lycopsida. *American Journal of Botany*, *72*(1), 86–98. https://doi.org/10.2307/2443571

Roux, J. P. (2009). *Synopsis of the Lycopodiophyta and Pteridophyta of Africa, Madagascar and neighbouring islands*. *Strelitzia*, *23*. South African National Biodiversity Institute, Pretoria.

Rouy, G. C. C. (1913). *Flore de France ou description des plantes qui croissent spontanément en France, en Corse et en Alsace-Lorraine. T. XIV* [*Flora of France or description of plants that grow spontaneously in France, Corsica and Alsace-Lorraine. T. XIV*]. Les Fils d'E. Deyrolle. https://www.biodiversitylibrary.org/item/73559#page/7/mode/1up

Rowley, J. R., & Morbelli, M. A. (1995). Megaspore wall growth in *Selaginella* (*Lycopodiatae*). *Plant Systematics and Evolution*, *194*, 133–162. https://doi.org/10.1007/BF00982852

Rudak, M. (2012). *Diphasiastrum tristachyum* (Pursh) Holub. In R. Olaczek (Ed.), *Czerwona księga roślin województwa łódzkiego* [*The Red Book of plants of the Łódzkie Voivodship*] (pp. 86–87). Ogród Botaniczny, Uniwersytet Łódzki.

Ruggiero, M. A., Gordon, D. P., Orrell, T. M., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R. C., Cavalier-Smith, T., Guiry, M. D. & Kirk, P. M. (2015). A higher level classification of all living organisms. *PLoS ONE, 10*(4), e0119248. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119248

Rumsey, F. J. (2007). An overlooked boreal clubmoss *Lycopodium lagopus* (Laest. ex Hartm.) Zinserl. ex Kusen. (Lycopodiaceae) in Britain. *Watsonia*, *26*, 477–480.

Rutkowski, L. (1997). Rośliny naczyniowe – Tracheophyta [Vascular plants – Tracheophyta]. In L. Rutkowski (Ed.), Czerwona lista roślin i zwierząt ginących i zagrożonych w regionie kujawsko-pomorskim [The red list of plants and animals at the risk of extinction and endangered ones in the Kujawy-Pomerania region]. *Acta Universitatis Nicolai Copernici*, *Biologia*, *53*, suppl., 5–20.

Rutkowski, L. (1998–2022). *Klucz do oznaczania roślin naczyniowych Polski Niżowej* [*The key to the identification of vascular plants of the Polish Lowlands*]. Wydawnictwo Naukowe PWN.

Rutkowski, L., & Tlałka, D. (2014). *Diphasiastrum tristachyum* (Pursh) Holub – Widlicz cyprysowy (widłak cyprysowy). In R. Kaźmierczakowa, K. Zarzycki, & Z. Mirek (Eds.), *Polska Czerwona Księga Roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe* [*Polish Red Book of Plants. Pteridophytes and flowering plants*] (3rd ed., pp. 31-33). Instytut Ochrony Przyrody PAN.

Sanio, C. (1881). Die Gefässkryptogamen und Characeen der Flora von Lyck in Preussen [Flora of the vascular cryptogams and Characeae from Lyck in Prussia]. *Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin Brandenburg, 23*, 17–29.

Sazarin, A., Keil, P., Gausmann, P., & Fuchs, R. (2013). Bemerkenswerte neophytische Sippen in der Pteridophyten-Flora Nord-West-Deutschlands [Remarkable neophytic fern taxa in the flora of Northwest Germany]. *Berichte des Institutes für Landschafts- und Pflanzenökologie der Universität Hohenheim*, *22*, 43–62.

*Schalow, E. (1931–1936). Ergebnisse der Durchforschung der schlesischen Gefässpflanzenwelt im Jahre 1930-1935 [Results of research of the Silesian vascular flora in the years 1930-1935]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur*, 103–108.

Schmid, R. (1982). The terminology and classification of steles: historical perspective and the outlines of a system. *Botanical Review*, *48*(4), 817–931. http://www.jstor.org/stable/4354007

Schmid, E., & Oberwinkler, F. (1993). Mycorrhiza – like interaction between the achlorophyllus gametophyte of *Lycopodium clavatum* L. and its fungal endophyte studied by light and electron microscopy. *New Phytologist, 124*, 69–81. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03798.x

Schneider, E. L., & Carlquist, S. (2000a). SEM studies on the vessels of heterophyllous species of Selaginella. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, *127*(4), 263–270. https://doi.org/10.2307/3088644

Schneider, E. L., & Carlquist, S. (2000b). SEM studies on vessels of the homophyllous species of Selaginella. *International Journal of Plant Sciences*, *161*(6), 967–974.

Schneller, J., Gerber, H., & Zuppiger, A. (2008). Speed and force of spore ejection in *Selaginella martensii*. *Botanica Helvetica*, *118*,13–20. https://doi.org/10.1007/s00035-008-0814-6

Schnittler, M., Horn, K., Kaufmann, R., Rimgailė-Voicik, R., Klahr, A., Bog, M., Fuchs, J., & Bennert, H. W. (2019). Genetic diversity and hybrid formation in Central European clubmosses (*Diphasiastrum*, Lycopodiaceae) – New insights from cp microsatellites, two nuclear markers and AFLP. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *131*,181–192. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.11.001

Schube, T. (1903). *Die Verbreitung der Gefässpflanzen in Schlesien, preussischen und österreichischen Anteils* [*The distribution of vascular plants in Silesia, Prussia and Austrian lands*]. R. Nischkowsky.

Schube, T. (1908). Ergebnisse der Durchforschung der schlesischen Gefässpflanzenwelt im Jahre 1906 [Results of the research on the Silesian vascular flora in 1906]. *Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für Vaterländische Kultur*, *85*, 65–72.

*Schube, T. (1897–1930). Ergebnisse der Durchforschung der Schlesischen Phanerogamen- und Gefässkryptogamenflora im Jahre 1896-1929 [Results of the research of the Silesian

phanerogame and vascular cryptogame flora in the years 1896-1929]. *Jahres-Bericht Der Schlesischen Gesellschaft Für Vaterländische Cultur*, 74–102.

Schulz, C., Little, D. P., Stevenson, D. W., Bauer, D., Moloney, C., & Stutzel, T. (2010). An overview of the morphology, anatomy, and life cycle of a new model species: The lycophyte *Selaginella apoda* (L.) Spring. *International Journal of Plant Sciences*, *171*(7), 693–712. https://doi.org/10.1086/654902

Schwartz, O. (1806). *Acad. Imp. nat. cur. rel. sodalis Synopsis Filicum: earum genera et species systematice complectens: adjectis lycopodineis, et descriptionibus novarum et rariorum specierum: cum tabulis aeneis quinque* [*Synopsis Filicum: Comprising their genera and species systematically: with additions of the lycopodines, and descriptions of new and rarer species: with five plates*]. Kiliae, impensis Bibliopolii novi academici.

Секретарева, Н. А. [Sekretareva, N. A.] (2004). *Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий* [*Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories*]. Москва, Научное издательство, КМК.

Sendek, A. (1986). O potrzebie śledzenia zanikania roślin naczyniowych na Opolszczyźnie [On the necessity to track the disappearance of vascular plants in the Opole region]. *Zeszyty Przyrodnicze OTPN*, *24*, 3–8.

Шалимов, А. П. [Shalimov, A. P.] (2022). Первая находка *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Braun в Западной Украине (Восточная Европа) [First record of *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Braun in Western Ukraine (Eastern Europe)]. *Turczaninowia*, *25*(3), 221–225. https://doi.org/10.14258/turczaninowia.25.3.21

Sharma, O. P. (2012). *Pteridophyta*. McGraw-Hil Comp., New Delhi, New York.

Shaw, S. W., & Hickey, R. J. (2005). Comparative morphology of the glossopodia of three North American *Isoetes* ligules. *American Fern Journal*, *95*, 94–114. https://www.jstor.org/stable/4095178

Sheue, C. R., Liu, J. W., Ho, J. F., Yao, A. W., Wu, Y. H., Das, S., Tsai, C. C., Chu, H. A., Ku, M. S. B., & Chesson, P. (2015). A variation on chloroplast development: The bizonoplast and photosynthetic efficiency in the deep-shade plant *Selaginella erythropus*. *American Journal of Botany*, *102*(4), 500–511

Sheue, C. R., Sarafis, V., Kiew, R., Liu, H. Y., Salino, A., Kuo-Huang, L. L., Yang, Y. P., Tsai, C. C., Lin, C. H., Yong, J. W. H., & Ku, M. S. B. (2007). Bizonoplast, a unique chloroplast in the epidermal cells of microphylls in the shade plant *Selaginella erythropus* (Selaginellaceae). *American Journal of Botany*, *94*(12), 1922–1929. https://doi.org/10.3732/ajb.94.12.1922

Sigee, D. C. (1974). Structure and function in the ligule of *Selaginella kraussiana*. I. Fine structure and development. *Protoplasma*, *79*, 359–275.

Singh, S. K., Shukla, P. K., Dubey, N. K., & Shukla, S. K. (2021). The significance of a new umbellate ornamentation in *Isoetes* (Isoetaceae: Lycopodiopsida) megaspores. *Grana*, *60*(4), 247–255. https://doi.org/10.1080/00173134.2020.1825794

Singh, S. K., Shukla, S., Dubey, N. K., Shukla, P. K., & Lansdown, R. V. (2019). Morphological studies of the ligules of selected Indian species of *Selaginella* (Selaginellaceae). *Flora*, *252*, 69–75. https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.02.009

Singh, S. K., Srivastava, G. K., & Shukla, P. K. (2010). Comparative morphology of ligules of three Indian species of Selaginella. *American Fern Journal*, *100*, 71–79.

Сипливинский, В. Н. [Siplivinsky, V. N.] (1973). Заметки о байкальской флоре, 1. [Notes on the Baikal flora, 1.] *Новости Систематики Высших Растений* [*Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*], *10*, 345–361.

Skog, J. E., & Hill, C. R. (1992). The Mesozoic herbaceous lycopsids. *Annals of Missouri Botanical Garden, 79*(3), 648–675.

Slagg, R. A. (1932). The gametophytes of *Selaginella kraussiana* I. The microgametophyte. *American Journal of Botany, 19*, 106–127. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1932.tb09638.x

Słownik polszczyzny XVI wieku [*Dictionary of the Polish language of the 16th century*]. Instytut Badań Literackich Polskiej Akademii Nauk. https://spxvi.edu.pl/indeks/haslo/53558

Smith, A. R., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H., & Wolf, P. G. (2006). A classification for extant ferns. *Taxon*, *55*(3), 705–731. https://doi.org/10.2307/25065646

Smith, G. M. (1955). *Cryptogamic Botany. Vol. 2. Bryophytes and pteridophytes* (2nd ed.). McGraw-Hill, New York.

Smith, R. W. (1920). Bulbils of *Lycopodium lucidulum*. *Botanical Gazette*, *69*(5), 426–437. http://www.jstor.org/stable/2470154
Sobisz, Z., & Antkowiak, W. (2007). Rare and threatened vascular plants species of town Łeba. *Baltic Coastal Zone*, *11*, 75–81.
Soják, J. (1993). Generische Problematik der Selaginellaceae [Generic concept in Selaginellaceae]. *Preslia*, *64*, 151–158.
Soltis, D. E., & Soltis, P. S. (1988a). Are lycopods with high chromosome numbers ancient polyploids? *American Journal of Botany*, *75*(2), 238–247. https://doi.org/10.2307/2443890
Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (1988b). Estimated rates of intragametophytic selfing in lycopods. *American Journal of Botany*, *75*(2), 248–256. https://doi.org/10.2307/2443891
Sonnberger, B. (1995). Doppelte Sporenreife bei *Lycopodium annotinum* L. [Double sporulation in *Lycopodium annotinum* L.]. *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft, 65*, 93–94.
Sonnberger, B., Śliwińska-Wyrzychowska, A., & Bogdanowicz, M. (2008). Wintersporen bei *Lycopodium annotinum* L. in ganz Europa? [Winter sporulation of *Lycopodium annotinum* L. across Europe?]. *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft, 78,* 49–52.
Sorsa, V. (1958). Chromosome studies on Finnish *Pteridophyta*. I. *Hereditas, 44*(4), 541–546. https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1958.tb03499.x
Sorsa, V. (1961). Chromosome studies on Finnish *Pteridophyta*. II. *Hereditas, 47*(3-4), 480–488. https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1961.tb01784.x
Sorsa, V. (1962). Chromosomenzahlen finnischer Kormophyten. I. [Chromosome numbers of Finnish cormophytes. I]. *Annales Academiae scientiarum Fennicae, Series A 4, Biologica, 58,* 1–14.
Sorsa, V. (1963a). Chromosome studies on Finnish Pteridophyta. III. *Hereditas, 49*(3), 337–344. https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1963.tb01884.x
Sorsa, V. (1963b). Chromosomenzahlen finnischer Kormophyten. II. [Chromosome numbers of Finnish cormophytes. II.]. *Annales Academiae scientiarum Fennica, Series A 4, Biologica, 68*, 1–14.
Soster, M. (2001a). *Identikit delle Felci d'Italia: Guida al riconoscimento delle pteridofite Italiane* [*Identikit of Italian Ferns: Guide to the Recognition of Italian Pteridophytes*]. Editrice, Valsesia.
Soster, M. (2001b). *Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub e *Diphasiastrum oellgaardii* Stoor *et al.* in Italia [*Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub and *Diphasiastrum oellgaardii* Stoor *et al.* in Italy]. *Bollettino Museo Regionale Di Scienze Naturali, Torino, 18*(1), 203–208.
Soster, M. (2002). *Diphasiastrum oellgaardii* Stoor, Boudrie, Jérôme, Horn et Bennert. In D. Marchetti (Ed.), *Notule pteridologiche Italiche. I.* [*Italian pteridological notes. I.*]. *Annali del Museo civico di Rovereto, Sezione: Archeologia, Storia, Scienze Naturali, 16*, 371–392.
Šourek, J. (1969). *Květena Krkonoš. Český a polský Krkonošský národní park* [*Flora of the Giant (Karkonosze) Mts. Czech and Polish Karkonosze National Park*]. Academia, Praha.
Spalding, B., Duxbury, J. M., & Stone, E. L. (1975). Lycopodium fairly rings: Effect on soil respiration and enzymatic activities. *Soil Science Society of America Journal, 39*, 65–70. https://doi.org/10.2136/sssaj1975.03615995003900010020x
Spałek, K. (1995). Stanowisko widłaka torfowego *Lycopodiella inundata* w województwie opolskim [The stand of the marsh clubmoss *Lycopodiella inundata* in the Opolskie Voivodeship]. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą, 51*(3), 106–107.
Spałek, K. (2003). Materiały do rozmieszczenia rzadkich i interesujących gatunków paprotników (Pteridophyta) na Równinie Opolskiej [Materials to the distribution of rare and interesting species of Pteridophyta in the Opole Plain [SW Poland]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica*, *10*, 209–220.
Spałek, K. (2007). Nowe stanowiska widłaczka torfowego *Lycopodiella inundata* (L.) Holub na Równinie Opolskiej [New localities of *Lycopodiella inundata* (L.) Holub on the Równina Opolska Plain (SW Poland)]. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą, 64*(3), 76–81.
Spałek, K. (2017). Widłaczek torfowy *Lycopodiella inundata* (L.) Holub w stawach hodowlanych na Śląsku [The marsh clubmoss *Lycopodiella inundata* (L.) Holub in fishponds of Silesia]. *Przegląd Przyrodniczy, 28(*3), 11–17.
Spessard, E. A. (1917). Prothalia of *Lycopodium* in America. *Botanical Gazette, 63*, 66–76.
Spring, A. F. (1838). Beiträge zur Kenntniss der Lycopodien [Contributions to the knowledge of lycopods]. *Flora*, *21*, 145–158, 161–175, 193–222.

Spring, A. F. (1840). Lycopodineae. In C. F. P. von Martius (Ed.), *Flora brasiliensis, t. 1(2)* [Flora of Brasil, T. 1(2)] (pp. 96–136). Monachii et Lipsiae: R. Oldenburg.

Stace, C. A. (1992). *New Flora of the British Isles* (3rd ed.). Cambridge University Press.

Stachurska, A., Szczypek, P., & Sadowska, A. (1970). Kartoteka Palynologiczna roślin polskich [Palynological card-index of Polish plants]. *Opolskie Towarzystwo Przyjaciół Nauk w Opolu, Zeszyty Przyrodnicze, 10,* Tablice 86–116.

Staerk, D., Larsen, J., Larsen, L. A., Olafsdottir, E. S., Witt, M., & Jaroszewski, J. W. (2004). Selagoline, a new alkaloid from *Huperzia selago*. *Natural Product Research*, *18*, 197–203. https://doi.org/10.1080/14786410310001620600

Stein, W. E., Berry, C. M., Hernick, L. V., & Mannolini, F. (2012). Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa. *Nature*, *483*, 78–81. https://doi.org/10.1038/nature10819

Stevenson, D. W. (1976). Observations on phyllotaxis, stelar morphology, the shoot apex and gemmae of *Lycopodium lucidulum* Michaux (Lycopodiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, *72*(2), 81–100. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1976.tb01353.x

Stewart, W. N. (1947). A comparative study of *Stigmarian* appendages and *Isoëtes* roots. *American Journal of Botany*, *34*, 315–324.

Stewart, W. N., & Rothwell, G. W. (1993). *Paleobotany and the evolution of plants* (2nd ed.). Cambridge University Press.

Stokey, A. G. (1909). The anatomy of *Isoëtes*. *Botanical Gazette, 47*, 311–335.

Stokey, A. G., & Starr, A. M. (1924). Lycopodium prothallia in Western Massachusetts. *Botanical Gazette*, *77*(1), 80–88. http://www.jstor.org/stable/2470071

Stoor, A. M., Boudrie, M., Jérǒme, C., Horn, K., & Bennert, H. W. (1996). *Diphasiastrum oellgaardii* (Lycopodiaceae, Pteridophyta), a new lycopod species from Central Europe and France. *Feddes Repertorium, 107*, 149–157. https://doi.org/10.1002/fedr.19961070302

Svensson, B. M., & Callaghan, T. V. (1988). Apical dominance and the simulation of metapopulation dynamics in *Lycopodium annotinum*. *Oikos*, *51*, 331–342. https://doi.org/10.2307/3565315

Svensson, M. E., & Engström, P. (2002). Closely related MADS-box genes in club moss (*Lycopodium*) show broad expression patterns and are structurally similar to, but phylogenetically distinct from, typical seed plant MADS-box genes. *New Phytologist*, *154*, 439–450. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00392.x

Svensson, M. E., Johannesson, H., & Engström, P. (2000). The *LAMB1* gene from the clubmoss, *Lycopodium annotinum*, is a divergent MADS-box gene, expressed specifically in sporogenic structures. *Gene*, *253*(1), 31–43. https://doi.org/10.1016/s0378-1119(00)00243-2

Syreński [Syreniusz], S. (1613). *Zielnik herbarzem z języka łacińskiego zowią: to jest opisanie własne imion, kształtu, przyrodzenia, skutkowy y mocy zioł wszelakich* [...] *polskim językiem zebrany y na ośmiero ksiąg rozłożony* [...]. [*A herbarium – a term from Latin: it is a description of the names, shape, nature, and the effects of all kinds of herbs* [...] *in Polish, gathered into eight books*]. Drukarnia Bazylego Skalskiego.

Szafer, W., Kulczyński, S., & Pawłowski, B. (1924). *Rośliny Polskie* [*Plants of Poland*]. Książnica Atlas, Lwów, Warszawa.

Szafer, W., Kulczyński, S., & Pawłowski, B. (1953–1988). *Rośliny Polskie. T. 1* [*Plants of Poland, T. 1*]. PWN, Warszawa.

Szczęśniak, E. (2008). Endangered, expansive and invasive species in pteridoflora of the Lower Silesia. In E. Szczęśniak, & E. Gola (Eds.), *Club-mosses, horsetails and ferns in Poland – resources and protection* (pp. 213–223). Polish Botanical Society & Institute of Plant Biology, University of Wrocław, Wrocław.

Szczęśniak, E., Gola, E. M., & Szypuła, W. (2023). The genus *Selaginella* P. Beauv. (Selaginellaceae, Lycopodiopsida) in Poland: The occurrence of three species as a result of the historical material verification. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 92(1). https://doi.org/10.5586/asbp/171688

Szeląg, Z. (2000). Rośliny naczyniowe masywu Śnieżnika i Gór Bialskich [Vascular plants of the Śnieżnik massif and the Góry Bialskie Mts]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica*, *Suppl. 3*, 3–255.

Szmeja, J. (1988a). *Isoëtes lacustris* L. *Fragmenta Floristica et Geobotanica*, *33*, 380–386.

Szmeja, J. (1988b). *Isoëtes echinospora* Dur. *Fragmenta Floristica et Geobotanica, 33*, 373–379.

Szmeja, J. (1992). Struktura, organizacja przestrzenna i demografia populacji isoetydów. Studium ekologiczne roślin podwodnych [Structure, spatial organization and demography of isoetid populations. Ecological study of underwater plants]. *Rozprawy i Monografie, 175*, Wydawnictwo Uniwersytetu Gdańskiego, Gdańsk.

Szmeja, J. (1996). Rejestr polskich jezior lobeliowych [Register of Polish lobelia lakes]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica. Series Polonica*, *3*, 347–367.

Szmeja, J. (2006). *Przewodnik do badań roślinności wodnej* [*Guide to the study of aquatic vegetation*]. Wydawnictwo Uniwersytetu Gdańskiego, Gdańsk.

Szmeja, J. (2014a). *Isoëtes lacustris* L. – poryblin jeziorny. In R. Kaźmierczakowa, K. Zarzycki, & Z. Mirek (Eds.), *Polska Czerwona Księga Roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe* [*Polish Red Book of Plants. Pteridophytes and flowering plants*] (3rd ed., pp. 38–39). Instytut Ochrony Przyrody PAN.

Szmeja, J. (2014b). *Isoëtes echinospora* Durieu – poryblin kolczasty. In R. Kaźmierczakowa, K. Zarzycki, & Z. Mirek (Eds.), *Polska Czerwona Księga Roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe* [*Polish Red Book of Plants. Pteridophytes and flowering plants*] (3rd ed., pp. 39–40). Instytut Ochrony Przyrody PAN.

Szmeja, J., Banaś, K., & Bociąg, K. (1997). Ecological conditions and tolerance limits of isoetids along the southern Baltic coast. *Ekologia Polska*, *45*(2), 343–359.

Szmeja, J., & Clèment, B. (1990). Comparaison de la structure et du déterminisme des *Littorelletea uniflorae* en Poméranie (Pologne) et en Bretagne (France) [Comparison of the structure and determinism of *Littorelletea uniflorae* in Pomerania (Poland) and Brittany (France)]. *Phytocoenologia*, *19*, 123–148.

Szweykowska, A., & Szweykowski, J. (1997–2012). *Botanika. Tom 2, Systematyka* [*Botany. 2. Systematics*]. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Szypuła, W. (2013). O filogenezie i systematyce rodziny widłakowatych Lycopodiaceae sensu lato [Phylogeny and systematics of the family Lycopodiaceae sensu lato – a review]. *Acta Botanica Silesiaca, 9*, 25–56.

Szypuła, W. J., & Pietrosiuk, A. (2021a). Production of cholinesterase-inhibiting compounds in in vitro cultures of club mosses. In K. G. Ramawat, H. M. Ekiert, & S. Goyal (Eds.), *Plant cell and tissue differentiation and secondary metabolites* (pp. 921–960). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-11253-0_30-1

Szypuła, W. J., & Pietrosiuk, A. (2021b). Biology, phytochemistry, pharmacology, and biotechnology of European ferns, club mosses, and horsetails: A review. In H. M. Ekiert, K. G. Ramawat, & J. Arora (Eds.), *Medicinal Plants. Sustainable Development and Biodiversity,* (Vol. 28, pp. 605–660). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-74779-4_19

Szypuła, W. J., Wileńska, B., Misicka, A., & Pietrosiuk, A. (2020). Huperzine A and huperzine B production by prothallus cultures of *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. *Molecules, 25*, 3262. https://doi.org/10.3390/molecules25143262

Śliwińska-Wyrzychowska, A., & Bogdanowicz, M. (2012). Selected aspects of *Lycopodium annotinum* L. sporulation. *Ecological Questions*, *16*, 51–58. https://doi.org/10.12775/v10090-012-0005-3

Śliwińska-Wyrzychowska, A., & Bogdanowicz, M. (2013). Nowe stanowisko widlicza Zeillera *Diphasiastrum zeilleri* na terenie Wyżyny Olkuskiej – zagrożenia i ochrona [The new site of the Zeiller's clubmoss *Diphasiastrum zeilleri* in the Olkuska Upland – threats and protection]. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą, 69*(3), 254–258.

Święta, J., & Latałowa, M. (2003). Późnoholoceńskie zmiany w ekosystemach wybranych jezior lobeliowych Pojezierza Pomorskiego. Wstępne wyniki badań [Late Holocene changes in the ecosystems of selected lobelia lakes in the Pomeranian Lake District. Initial research results]. In R. Gołębiewski (Ed.), *Ewolucja Pojezierzy i Pobrzeży Południowobałtyckich* [*Evolution of the South Baltic Lake District and Coasts*] (pp. 131–139). Katedra Geomorfologii i Geologii Czwartorzędu UG, Gdańsk.

Takamiya, M. (1989). Cytological and ecological studies on the speciation of *Lycopodium clavatum* L. in the Japanese Archipelago. *Journal of Science of the Hiroshima University, Series B, Division 2 (Botany), 22*, 353–430.

Takamiya, M., & Tanaka, R. (1982). Polyploid cytotypes and their habitat preferences in *Lycopodium clavatum. Botanical Magazine, Tokyo (Japan), 95*(1040), 419–434.

Tang, Y., Xiong, J., Zou, Y., Wang, W., Huang, C., Zhang, H.Y., & Hu, J.F. (2017). Annotinolide F and lycoannotines A-I, further Lycopodium alkaloids from *Lycopodium annotinum*. *Phytochemistry*, *143*, 1–11. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2017.07.003

Taylor, W. A (1989). Megaspore wall ultrastructure in Selaginella. *Pollen et Spores*, *31*(3–4), 251–288.

Taylor, W. A. (1991). Ultrastructural analysis of sporoderm development in megaspores of *Selaginella galeottii* (*Lycophyta*). *Plant Systematics and Evolution*, *174*, 171–182. https://doi.org/10.1007/BF00940338

Taylor, D. W., & Hickey, R. J. (1992). Habitat, evolution, and speciation in *Isoëtes*. *Annals of the Missouri Botanical Garden, 79*(3), 613–622. https://doi.org/10.2307/2399755

Taylor, W. C., Luebke N. T., Britton, D. M., Hickey, R. J., & Brunton, D. F. (1993). *Isoëtaceae*. In Flora of North America Editorial Committee (Eds.)*, Flora of North America, North of Mexico, Vol. 2. Pteridophytes and Gymnosperms* (pp. 64–75). Oxford University Press

Taylor, W. C., Luebke, N. T., & Smith, M. B. (1985). Speciation and hybridisation in North American quillworts. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B, Biological Sciences*, *86*, 259–263. https://doi.org/10.1017/S0269727000008216

Teppner, H. (1980). Karyologie und Systematik einiger Gefäßpflanzen der Ostalpen Botanische Studien im Gebiet der Planneralm (Niedere Täuern, Steiermark). VII [Karyology and systematics of some vascular plants from the Eastern Alps. Botanical studies in the area of Planneralm (Lower Tauern, Styria, Austria). VII.]. *Phyton*, *20*(1–2), 73–94.

Testo, W., Field, A., & Barrington, D. (2018). Overcoming among-lineage rate heterogeneity to infer the divergence times and biogeography of the clubmoss family Lycopodiaceae. *Journal of Biogeography*, *45*, 1929–1941. https://doi.org/10.1111/jbi.13373

Testo, W., Haines, A., & Gilman, A. V. (2016). *Huperzia continentalis* (Lycopodiaceae), a new species of gemmiferous firmoss separated from *Huperzia haleakalae*. *Systematic Botany*, *41*(4), 894–901. https://doi.org/10.1600/036364416X693982

Thomas, B. A. (1981). The vegetative growth of *Lycopodiella cernua* (L.) Pic. Ser. and its importance in the generic determination of the species. *Annals of Botany*, *47*(4), 443–449. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086039

Thomas, D. W. (1975). Wild gametophytes of *Diphasiastrum alpinum* (L.) Rothm. in North Wales. *Watsonia, 10*(3), 277–279.

Tichý, L., Axmanová, I., Dengler, J., Guarino, R., Jansen, F., Midolo, G., Nobis, M. P., Van Meerbeek, K., Aćić, S., Attorre, F., Bergmeier, E., Biurrun, I., Bonari, G., Bruelheide, H., Campos, J. A., Čarni, A., Chiarucci, A., Ćuk, M., Ćušterevska, R., Didukh, Y., Dítě, D., Dítě, Z., Dziuba, T., Fanelli, G., Fernández-Pascual, E., Garbolino, E., Gavilán, R. G., Gégout, J.-C., Graf, U., Güler, B., Hájek, M., Hennekens, S. M., Jandt, U., Jašková, A., Jiménez-Alfaro, B., Julve, P., Kambach, S., Karger, D. N., Karrer, G., Kavgacı, A., Knollová, I., Kuzemko, A., Küzmič, F., Landucci, F., Lengyel, A., Lenoir, J., Marcenò, C., Moeslund, J. E., Novák, P., Pérez-Haase, A., Peterka, T., Pielech, R., Pignatti, A., Rašomavičius, V., Rūsiņa, S., Saatkamp, A., Šilc, U., Škvorc, Ž., Theurillat, J.P., Wohlgemuth, T., & Chytrý, M. (2023). Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species. *Journal of Vegetation Science*, *34*, e13168. https://doi.org/10.1111/jvs.13168

Tindale, M. D., & Roy, S. K. (2002). A cytotaxonomic survey of the Pteridophyta of Australia. *Australian Systematic Botany*, *15*, 839–937. https://doi.org/10.1071/SB00034

Tison, J.-M., & de Foucault, B. (Eds.) (2014). *Flora Gallica. Flore de France* [*Flora Gallica. Flora of France*]. Societé Botanique de France. Biotope, Mèze.

Tlałka, D. (2010). Występowanie widlicza isslera *Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub na Babiej Górze [The occurrence of *Diphasiastrum issleri* [Rouy] Holub in Babia Gora]. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą, 66*(3), 224–225.

Tlałka, D. (2019). Nowe stanowiska widlicza cyprysowego *Diphasiastrum tristachyum* na Wyżynie Krakowsko-Częstochowskiej [New localities of blue clubmoss *Diphasiastrum tristachyum* in the Kraków-Częstochowa Upland (S Poland)]. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą, 75*(2), 146–149.

Tomescu, A. M. F. (2009). Megaphylls, microphylls and the evolution of leaf development. *Trends in Plant Sciences, 14*(1), 5–12. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.008

Tomescu, A. M. F. (2011). The sporophytes of seed-free vascular plants – major vegetative developmental features and molecular genetic pathways. In H. Fernández, A. Kumar, &

M.A. Revilla (Eds.), *Working with ferns: Issues and applications* (pp. 67–94). Springer Science+Business Media LLC. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7162-3_6

Tomescu, A. M. F. (2021). The stele – a developmental perspective on the diversity and evolution of primary vascular architecture. *Biological Reviews, 96*(4), 1263–1283. https://doi.org/10.1111/brv.12699

Towers, G. H. N., & Maass, W. S. G. (1965). Phenolic acids and lignins in the *Lycopodiales*. *Phytochemistry, 4*(1), 57–66.

*Towpasz, K. (2006). *Flora roślin naczyniowych Płaskowyżu Proszowickiego (Wyżyna Małopolska)* [*Vascular plants of the Proszowice Plateau (Małopolska Upland)*]. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.

Tribsch, A., & Schönswetter, P. (1999). *Lycopodium clavatum* ssp. *monostachyon* (*L. lagopus*) in den Ostalpen [*Lycopodium clavatum* ssp. *monostachyon* (*L. lagopus*) in the Eastern Alps]. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich*, *136*, 235–248.

Troìa, A. (2001). The genus *Isoëtes* L. (Lycophyta, Isoëtaceae): Synthesis of karyological data. *Webbia, 56*(1), 201–218. https://doi.org/10.1080/00837792.2001.10670712

Troìa, A., & Greuter, W. (2015). Conspectus of Italian *Selaginella* (Selaginellaceae), with some typifications. *Plant Biosystems*, *149*(4), 695–702. https://doi.org/10.1080/11263504.2015.1057265

Troìa, A., Pereira, J. B., Kim, C., & Taylor, W. C. (2016). The genus *Isoëtes* (*Isoëtaceae*): a provisional checklist of the accepted and unresolved taxa. *Phytotaxa*, *277*, 101–145. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.277.2.1

Troìa, A., Raimondo, F. M., & Greuter, W. (2014). On the presence, distribution and conservation status of *Lycopodium lagopus* (Lycopodiaceae) in Italy. *Proceedings of the 109° Congresso S.B.I. (IPSC) – Florence, 2–5 September 2014*, p. 64.

Troll, W. (1937). *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen* [*Comparative morphology of the higher plants*]. T.2. Gebrüder Borntraeger Verlag.

Troll, W. (1948). *Allgemeine Botanik* [*General botany*]. F. Enke Verlag.

Tryon, R. M., & Tryon, A. F. (1982). *Ferns and allied plants, with special reference to tropical America*. Springer.

Tutin, T. G., Heywood, V. H. , Burges, N. A., Valentine, D. H., Walters, S. M., & Webb, D. A. (Eds.) (1964). *Flora Europea. Vol. I. Lycopodiaceae to Platanaceae*. Cambridge University Press.

Tutin, T. G., Burges, N. A., Chater, A. O., Edmondson, J. R., Heywood, V. H., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M. & Webb, D. A. (Eds.) (1993). *Flora Europaea. Vol. 1. Lycopodiaceae to Platanaceae* (2nd ed.). Cambridge University Press.

Цвелев, Н. Н. [Tzvelev, N. N.] (1999). О северных видах рода *Huperzia* (Huperziaceae) [On the northern species of the genus *Huperzia* (Huperziaceae)]. *Ботанический журнал*, *84*(1), 81–85.

*von Uechtritz, R. (1863). Ueber den Wald bei Obernigk [About the forest near Obernigk]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für Vaterländische Cultur. Enthält den Generalbericht über die Arbeiten und Veränderungen der Gesellschaft im Jahre 1862*, *40*, 74–76.

*von Uechtritz, R. (1864). Mittheilungen über folgende neue oder seltene Arten der Schlesien Flora [Communications on the following new or rare species of Silesian flora]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für Vaterländische Cultur. Enthält den Generalbericht über die Arbeiten und Veränderungen der Gesellschaft im Jahre 1863*, *41*, 92–102.

*von Uechtritz, R. (1880–1886). Resultate der Durchforschun der schlesischen Phanerogamenflora im Jahre 1879-1885 [Results of the investigation of the Silesian phanerogame flora in the years 1879-1885]. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur*, *57–63*.

Valdespino, I. A. (1993). Selaginellaceae Wilkomm in Wilkomm & Lange. In Flora of North America Editorial Committee (Eds.), *Flora of North America North of Mexico* [Online]. http://floranorthamerica.org/Selaginellaceae

Valentine, D. H. (1964). Lycopodiaceae L. In T. G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burges, D. H. Valentine, S. M. Walters, & D. A. Webb (Eds.), *Flora Europea. Vol. I. Lycopodiaceae to Platanaceae* (pp. 3–4). Cambridge University Press.

Van Rompu, W. (2010). *Selaginella kraussiana* overwinterend in een gazon in Belsele (Sint-Niklaas) [Overwintering *Selaginella kraussiana* in a lawn in Belsele (Sint-Niklaas). *Dumortiera*, *98*, 22–24.

Victorin, A. M. (1925). Les Lycopodinées du Québec et leurs formes mineures [Lycopods of Quebec and their minor forms]. *Contribution du Laboratoire de Botanique de l'Université de Montreal*, *3*, 1–121.

Vindt-Balguerié, E. (1982). Étude au microscope électronique à balayage de la bulbille de *Huperzia selago* (L.) Bernh. (*Lycopodium*): méristème apical, initiation foliaire et phyllotaxie [Scanning electron microscope study of the bulbil of *Huperzia selago* (L.) Bernh. (*Lycopodium*): apical meristem, leaf initiation and phyllotaxis]. *Canadian Journal of Botany, 60*(5), 667–673. https://doi.org/10.1139/b82-088

Vöge, M. (2004). Non-destructive assessing and monitoring of populations of *Isoëtes lacustris* L. *Limnologica, 34*, 147–153. https://doi.org/10.1016/S0075-9511(04)80034-3

Vöge, M. (2006). The reproductive phenology of *Isoëtes lacustris* L. *Limnologica, 36*, 228–233. https://doi.org/10.1016/j.limno.2006.06.002

Voirin, B., & Jay, M. (1978). Apport de la biochimie flavonique à la systematique du genre *Lycopodium* [Contribution of flavone biochemistry to systematics of the *Lycopodium* genus]. *Biochemical Systematics and Ecology, 6*(2), 95–97. https://doi.org/10.1016/0305-1978(78)90031-5

Воронина, Р. А. [Voronina, R. A.] (1981). Сравнительный анализ стелярных структур в корневых и побеговых системах у некоторых видов рода *Lycopodium* s. l. (*Lycopodiaceae* s. l.) [A comparative analysis of the stelar structures in root and shoot systems in some species of the genus *Lycopodium* s. l. (*Lycopodiaceae* s. l.). *Ботанический журнал*, *66*, 967–975.

Wagner, F. S. (1992). Cytological problems in *Lycopodium* sens. lat. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *79*(3), 718–729. https://doi.org/10.2307/2399761

Wagner, W. H. Jr., & Beitel, J. M. (1992). Generic classification of modern North American Lycopodiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *79*(3), 676–686. https://doi.org/10.2307/2399759

Wagner, W. H. Jr., & Beitel, J. M. (1993). Lycopodiaceae Mirbel. Club-moss family. In Flora of North America Editorial Committee (Eds.)*, Flora of North America, North of Mexico, Vol. 2. Pteridophytes and Gymnosperms* (pp. 18–37). Oxford University Press.

Wagner, W. H., Jr, Beitel, J. M., & Wagner, F. S. (1982). Complex venation patterns in the leaves of *Selaginella*: megaphyll-like leaves in lycophytes. *Science (New York, N.Y.)*, *218*(4574), 793–794. https://doi.org/10.1126/science.218.4574.793

Wagner, W., Wagner, F., & Beitel, J. (1985). Evidence for interspecific hybridisation in pteridophytes with subterranean mycoparasitic gametophytes. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B, Biological Sciences, 86*, 273–281. https://doi.org/10.1017/S026972700000823X

Walker, C., Gollotte, A., & Redecker, D. (2018). A new genus, *Planticonsortium* (Mucoromycotina), and new combination (*P. tenue*), for the fine root endophyte, *Glomus tenue* (basionym *Rhizophagus tenuis*). *Mycorrhiza*, *28*(3), 213–219. https://doi.org/10.1007/s00572-017-0815-7

Walker, T. (1966). IX. – A cytotaxonomic survey of the pteridophytes of Jamaica. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 66*(9), 169–237. https://doi.org/10.1017/S0080456800023516

Wallroth, H. (1840). Σχολιον zu Hampe's Prodromus Florae Hercyniae [Σχολιον to Hampe's Prodromus Florae Hercyniae]. *Linnaea, 14*, 1–159. https://www.biodiversitylibrary.org/item/109831#page/9/mode/1up

Wang, D. L., Qi, Y. D. Feng, J. D., & Wei, J. H. (2011). An efficient regeneration pattern via gemmae for *Huperzia serrata* (Thunb. Ex Murray) Trev. in Hainan Province, China. *American Fern Journal*, *101*(3), 182–92. http://www.jstor.org/stable/41417623

Wang, Y. H., Long, C. L., Yang, F. M., Wang, X., Sun, Q. Y., Wang, H. S., Shi, Y. N., & Tang, G. H. (2009). Pyrrolidinoindoline alkaloids from *Selaginella moellendorffii*. *Journal of Natural Products*, *72*(6), 1151–1154. https://doi.org/10.1021/np9001515

Waniakowa, J. (2012). *Polskie gwarowe nazwy dziko rosnących roślin zielnych na tle słowiańskim* [*Polish dialect names of wild herbaceous plants on the Slavic background*]. Wydawnictwo Uniwersytetu Jagiellońskiego.

Watson, L., & Dallwitz, M. J. (2007+). The Lycopodiales of Britain and Ireland (*Diphasiastrum*, *Huperzia*, *Isoetes*, *Lycopodium*, *Selaginella*). Version: 5th August 2019. https://www.delta-intkey.com/britly/index.htm

*Wayda, M. (2001). *Rośliny naczyniowe północnej części Okręgu Radomyskiego (Kotlina Sandomierska)* [*Vascular plants of the northern part of Radomyśl District (Sandomierz Basin)*]. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.

Weakley, A. S. (2012). *Flora of the Southern and Mid-Atlantic States* (pp. 64–66). The University of North Carolina Herbarium.

Webster, T. R. (1967). Induction of *Selaginella* sporelings under greenhouse and field conditions. *American Fern Journal*, *57*(4), 161–166. https://www.jstor.org/stable/1547071?origin=crossref

Webster, T. R. (1969). An investigation of angle-meristem development in excised stem segments of *Selaginella martensii*. *Canadian Journal of Botany, 47*(5), 717–722. https://doi.org/10.1139/b69-102

Webster, T. R. (1992). Developmental problems in *Selaginella* (Selaginellaceae) in an evolutionary context. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *79*(3), 632–647. https://doi.org/10.2307/2399757

Webster, T. R., & Steeves, T. A. (1964). Developmental morphology of the root of *Selaginella kraussiana* A. Br. and *Selaginella wallacei* Hieron. *Canadian Journal of Botany*, *42*(12), 1665–1676. https://doi.org/10.1139/b64-165

Webster, T. R., & Steeves, T. A. (1967). Developmental morphology of the root of *Selaginella martensii* Spring. *Canadian Journal of Botany*, *45*(4), 395–404. https://doi.org/10.2307/1547071

Weststrand, S., & Korall, P. (2016). A subgeneric classification of *Selaginella* (Selaginellaceae). *American Journal of Botany*, *103*, 2160–2169. https://doi.org/10.3732/ajb.1600288

Wettstein, R. (1923). *Handbuch der Systematischen Botanik, Band I* [*Manual of Systematic Botany, Volume I*]. Franz Deuticke, Leipzig und Wien. https://archive.org/details/in.ernet.dli.2015.271191/page/n1/mode/2up

Whitney, K. D., Ahern, J. R., Campbell, L. G., Albert, L. P., & King, M. S. (2010). Patterns of hybridization in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *12*(3), 175–182. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2010.02.002

Whittier, D. P. (1977). Gametophytes of *Lycopodium obscurum* as grown in axenic culture. *Canadian Journal of Botany, 55*(5), 563–567. https://doi.org/10.1139/b77-067

Whittier, D. P. (1981). Gametophytes of *Lycopodium digitatum* (formerly *L. complanatum* var. *flabelliforme*) as grown in axenic culture. *Botanical Gazette, 142*, 519–524. https://doi.org/10.1086/337254

Whittier, P. (1998). Germination of spores of the Lycopodiaceae in axenic culture. *American Fern Journal*, *88*(3), 106–113. https://doi.org/10.2307/1547683

Whittier, D. P., & Štorchová, H. (2007). The gametophyte of *Huperzia selago* in culture. *American Fern Journal*, *97*(3), 149–154. http://www.jstor.org/stable/4496888

Whittier, D. P., & Webster, T. R. (1986). Gametophytes of *Lycopodium lucidulum* from axenic culture. *American Fern Journal, 76*(2), 48–55. https://doi.org/10.2307/1547558

Wickett, N. J., Mirarab, S., Nguyen, N., Warnow, T., Carpenter, E., Matasci, N., Ayyampalayam, S., Barker, M. S., Burleigh, J. G., Gitzendanner, M. A., Ruhfel, B. R., Wafula, E., Der, J. P., Graham, S. W., Mathews, S., Melkonian, M., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Miles, N. W., Rothfels, C. J., Pokorny, L., Shaw, A. J. DeGironimo, L., Stevenson, D. W., Surek, B., Villarreal, J. C., Roure, B., Philippe, H., dePamphilis, C. W., Chen, T., Deyholos, M. K., Baucom, R. S., Kutchan, T. M., Augustin, M. M., Wang, J., Zhang, Y., Tian, Z., Yan, Z., Wu, X., Sun, X., Wong, G. K. S., & Leebens-Mack, J. (2014). Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 111*(45), E4859–E4868. https://doi.org/10.1073/pnas.1323926111

Wikström, N., & Kenrick, P. (1997). Phylogeny of Lycopodiaceae (Lycopsida) and the relationship of *Phylloglossum drummondii* Kunze based on *rbc*L sequences. *International Journal of Plant Sciences, 158*(6), 862–871.

Wikström, N., & Kenrick, P. (2000a). Phylogeny of epiphytic *Huperzia* (Lycopodiaceae): paleotropical and neotropical clades corroborated by *rbc*L sequences. *Nordic Journal of Botany*, *20*(2), 165–171. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2000.tb01561.x

Wikström, N., & Kenrick, P. (2000b). Relationships of *Lycopodium* and *Lycopodiella* based on combined on plastid *rbcL* gene and *trnL* intron sequence data. *Systematic Botany*, *25*(2), 459–510. https://doi.org/10.2307/2666692
Wikström, N., & Kenrick, P. (2001). Evolution of Lycopodiaceae (Lycopsida): estimating divergence times from *rbc*L gene sequences by use of nonparametric rate smoothing. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *19*(2), 177–186. https://doi.org/10.1006/MPEV.2001.0936
Wikström, N., Kenrick, P., & Chase, M. (1999). Epiphytism and terrestralization in tropical *Huperzia* (Lycopodiaceae). *Plant Systematics and Evolution, 218*(3–4), 221–243.
Wilce, J. H. (1965). Section Complanata of the genus *Lycopodium*. *Nova Hedwigia*, *19*, 1–233.
Wilce, J. H. (1972). Lycopod spores, I. General spore patterns and the generic segregates of *Lycopodium*. *American Fern Journal*, *62*(3), 65–79. https://doi.org/10.2307/1546437
Wilhalm, T., Zemmer, F., Beck, R., Stockner, W., & Tratter, W. (2005). Für die Flora Südtirols neue Gefäßpflanzen (3): Ergebnisse der floristischen Kartierung, vornehmlich aus den Jahren 2002-2004 [New vascular plants for the flora of South Tyrol (3): Results of the floristic mapping, mainly from the years 2002–2004]. *Gredleriana, 4*, 381–412.
Williams, S. (1934). A contribution to the experimental morphology of *Lycopodium selago*, with special reference to the development of adventitious shoots. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, *57*, 711–737. https://doi.org/10.1017/S0080456800016938
Willis, K. J., & McElwain, J. C. (2010). *The evolution of plants*. Oxford University Press.
Winther, J. L., & Friedman, W. E. (2008). Arbuscular mycorrhizal associations in Lycopodiaceae. *New Phytologist, 177*, 790–801. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02276.x
Wittig, R., Jungmann, R., & Ballach, H. J. (2007). The extent of clonality in large stands of *Lycopodium annotinum* L. *Flora, 202*(2), 98–105. https://doi.org/10.1016/j.flora.2006.10.003
*Wolanin, M. (2014). *Rośliny naczyniowe Pogórza Przemyskiego i zachodniej części Płaskowyżu Chyrowskiego* [*Vascular plants of the Przemyśl Foothills and the western part of the Chyrów Plateau*]. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.
Wójcik, G. (2017). Nowe stanowisko widlicza alpejskiego *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub na Snieżniku Kłodzkim (Sudety Wschodnie) [A new locality of the alpine clubmoss *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub on Mt. Snieżnik Kłodzki (Eastern Sudetes)]. *Przyroda Sudetów, 20*, 33–38.
Wraber, T. (1962a). Die Arten der Ordnung Lycopodiales in Slowenien [The species of the order *Lycopodiales* in Slovenia]. *Bulletin Scientifique, Conseil des Académies de la R P F de Yougoslavie, Sect. A, Sciences naturelles, techniques et médicales, 7*(1/2), 3.
Wraber, T. (1962b). Vrste reda Lycopodiales v Sloveniji [Species of the order Lycopodiales in Slovenia]. *Biološki Vestnik, 10*(1), 11–25.
Wróbel, D. (2003). *Equisetum telmateia* Ehrh. morphotypes related to anthropogenic habitats. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 72*(2), 161–165. https://doi.org/10.5586/asbp.2003.022
Wu, Z. Y., Raven, P. H., & Hong, D. Y. (Eds.) (2013). *Flora of China. Vol. 2-3: Lycopodiaceae through Polypodiaceae.* Missouri Botanical Garden Press.
Yang, T. Y., Chiang, S. H. T., & De Vol, C. E. (1975). Vascular elements in the corm of *Isoëtes taiwanensis*. *Taiwania*, *20*, 99–106.
Yatsentyuk, S. P., Valiejo-Roman, K. M., Samigullin, T. H., Wilkström, N., & Troitsky, A. V. (2001). Evolution of Lycopodiaceae inferred from spacer sequencing of chloroplast rRNA genes. *Russian Journal of Genetics, 37*(9), 1068–1073. Translated from *Genetika*, *37*(9), 1274–1280. https://doi.org/10.1023/A:1011969716528
Yi, S. Y., & Kato, M. (2001). Basal meristem and root development in *Isoëtes asiatica* and *Isoëtes japonica*. *International Journal of Plant Sciences*, *162*, 1225–1235.
Yin, X., & Meicenheimer, R. D. (2017). The ontogeny, phyllotactic diversity, and discontinuous transitions of *Diphasiastrum digitatum* (Lycopodiaceae). *American Journal of Botany*, *104*(1), 8–23. https://doi.org/10.3732/ajb.1600346
Youguang Y., & Tan, B. C. (2013). The non-functional stomata on the leaf margin of *Selaginella*. *Philippine Journal of Science*, *142*, 245–248.
Zając, A., & Zając, M. (Eds.) (2001). *Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce* [*Distribution atlas of vascular plants in Poland*]. Nakładem Pracowni Chorologii Komputerowej Instytutu Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.

Zając, A., & Zając, M. (Eds.) (2019). *Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce*: *dodatek* [*Distribution atlas of vascular plants in Poland: Appendix*]. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego.

Zając, M., & Zając, A. (1998). Czerwona lista roślin naczyniowych byłego województwa krakowskiego [Red list of vascular plants of the former Krakow Voivodeship]. *Ochrona Przyrody*, *55*, 25–35.

Zając, M., & Zając, A. (2003). Różnorodność gatunkowa – rośliny naczyniowe i inne [Species diversity – vascular plants and others.]. In R. Andrzejewski, & A. Weigle (Eds.), *Różnorodność biologiczna Polski. Drugi polski raport – 10 lat po Rio* [*Biodiversity of Poland. The second Polish report – 10 years after Rio*] (pp. 67–82). Narodowa Fundacja Ochrony Środowiska, Warszawa.

Zarzycki, K. (1986). Lista wymierających i zagrożonych roślin naczyniowych Polski [*List of dying and endangered vascular plants in Poland*]. In K. Zarzycki, & W. Wojewoda (Eds.), *Lista roślin wymierających i zagrożonych w Polsce* [*List of dying and endangered plants in Poland*] (pp. 11–27). PWN, Warszawa.

Zarzycki, K., & Kaźmierczakowa, R. (1993). *Polska Czerwona Księga Roślin: Paprotniki i rośliny kwiatowe* [*Polish Plant Red Data Book: Pteridophyta and Spermatophyta*]. Polska Akademia Nauk, Kraków.

Zarzycki, K., & Szeląg, Z. (1992). Czerwona lista roślin naczyniowych zagrożonych w Polsce [Red list of endangered vascular plants in Poland]. In K. Zarzycki, W. Wojewoda, & Z. Heinrich (Eds.), *Lista roślin zagrożonych w Polsce* [*List of endangered plants in Poland*]. (pp. 87–98). Instytut Botaniki im. W. Szafera, PAN, Kraków.

Zarzycki, K., & Szeląg, Z. (2006). Red list of the vascular plants in Poland. In Z. Mirek, K. Zarzycki, W. Wojewoda, & Z. Szeląg. (Eds.), *Red list of plants and fungi in Poland*.(pp. 11–20). Szafer Institute of Biology, Polish Academy of Sciences, Kraków.

Zarzycki, K., Trzcińska-Tacik, H., Różański, W., Szeląg, Z., Wołek, J., & Korzeniak, U. (2002). *Ecological indicator values of vascular plants of Poland*. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences.

Zduńczyk, P., & Piechnik, Ł. (2019). Nowe stanowisko *Lycopodiella inundata* (Lycopodiaceae) w Kotlinie Biskupiego Boru (Wyżyna Śląska) [New site of *Lycopodiella inundat*a (Lycopodiaceae) in the Bór Biskupi Basin (Silesian Upland)]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica*, *26*(1), 149–181. https://doi.org/10.35535/ffgp-2019-0007

Zemanek, B., & Winnicki, T. (1999). Rośliny naczyniowe Bieszczadzkiego Parku Narodowego [Vascular plants of the Bieszczady National Park]. *Monografie Bieszczadzkie, 3*, 1–249.

Zetzsche, F., & Kälin, O. (1932). Untersuchungen über die Membran der Sporen und Pollen. IX. Das thermische Verhalten der sporopollenine [Studies on the membrane of spores and pollen. IX. The thermal behavior of the sporopollenin]. *Helvetica Chimica Acta*, *15*, 670–674. https://doi.org/10.1002/hlca.19320150167

Zhang, L. B., & Iwatsuki, K. (2013). Lycopodiaceae. In Z. Y. Wu, P. H. Raven, & D. Y. Hong (Eds.), *Flora of China. Vol. 2-3: Lycopodiaceae through Polypodiaceae* (pp. 13–34). Missouri Botanical Garden Press.

Zhang, M.-H., Wei, R., Xiang, Q.-P., Ebihara, A., & Zhang, X.-C. (2021). Integrative taxonomy of the *Selaginella helvetica* group based on morphological, molecular and ecological data. *Taxon*, *70*, 1163–1187. https://doi.org/10.1002/tax.12565

Zheng, X., Liao, D. F., Zhu, B. Y., Tuo, Q. H., & Xu, Y. L. (2001). Study on chemical constituents of *Selaginella pulvinata*. *Zhong Cao Yao* (*Chinese Traditional and Herbal Drugs*), *32*, 17–18.

Zheng, X. K., Shi, S. P., Bi, Y. F., Feng, W. S., Wang, J. F., & Niu, J. Z. (2004). The isolation and identification of a new lignanoside from *Selaginella tamariscina* (Beauv.) Spring. *Yao Xue Xue Bao (Acta Pharmaceutica Sinica)*, *39*(9), 719–721.

Zhou, X. M., & Zhang, L. B. (2015). A classification of *Selaginella* (Selaginellaceae) based on molecular (chloroplast and nuclear), macromorphological and spore features. *Taxon*, *64*(6), 1117–1140. https://doi.org/10.12705/646.2

Zizka, A., Silvestro, D., Andermann, T., Azevedo, J., Duarte Ritter, C., Edler, D., Farooq, H., Herdean, A., Ariza, M., Scharn, R., Svanteson, S., Wengstrom, N., & Zizka, V. (2022). *CoordinateCleaner: Automated Cleaning of Occurrence Records from Biological Collections*. Available at https://ropensci.github.io/CoordinateCleaner/



ISSN: 2392-2923

ISBN:978-83-963503-9-8